



# THÈSE

**En cotutelle entre l'Université de Sousse et l'Université de la Réunion**

**EN SCIENCES AGRONOMIQUES**

Spécialités : Protection des Plantes et Environnement (Université de Sousse)

Biologie des populations et écologie (Université de la Réunion)

Thèse présentée à l'Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem pour  
l'obtention du

**DIPLÔME DE DOCTORAT**

**Gestion des populations par piégeage de masse en  
vergers et étude de la spécialisation d'hôte chez les  
diptères Tephritidae**

**Abir HAFSI**

**Soutenue le 22 novembre 2016 devant le jury composé par :**

<b>Bouزيد Nasraoui</b> , Professeur, INAT, Université de Carthage (Tunisie)	<b>Président</b>
<b>Kaouthar Lebdi-Grissa</b> , Professeur, INAT, Université de Carthage (Tunisie)	<b>Rapporteur</b>
<b>Marc De Meyer</b> , Chef du département de Biologie, MRAC Tervuren (Belgique)	<b>Rapporteur</b>
<b>Benoit Facon</b> , Chercheur HDR, INRA, UMR PVBMT, La Réunion (France)	<b>Examineur</b>
<b>Mohamed Habib Ben Jamaa</b> , Professeur, INRGREF, Université de Carthage (Tunisie)	<b>Examineur</b>
<b>Brahim Chermiti</b> , Professeur, ISA CM, Université de Sousse (Tunisie)	<b>Directeur</b>
<b>Pierre-François Duyck</b> , Chercheur HDR, CIRAD, UMR PVBMT, La Réunion (France)	<b>Co-directeur</b>

# Dédicaces

*Soyons reconnaissants aux personnes qui nous donnent  
du bonheur ; elles sont les charmants jardiniers  
par qui nos âmes sont fleuries.  
Marcel Proust*

Je dédie cette thèse

À ma chère mère Noura Amor, **l'ange bienveillante, qui chante l'amour... et peint le bonheur. Elle m'a tout donnée, elle m'a choyée et beaucoup chérie.**

À mon cher père Ali Hafsi, en reconnaissance de ses sacrifices, de sa patience, de sa bienveillance, de ses dons sans limites, de ses encouragements perpétuels, de sa bonté intense.

C'est grâce à vous que je progresse et je souris. Les mots me manquent pour décrire ce que je ressens. Vous n'avez jamais cessé de m'encourager à réaliser mon rêve, vous y avez même cru pour moi quand je n'y croyais plus trop. Je vous dois ce que je suis aujourd'hui et ce que je serai demain et je ferai toujours de mon mieux pour rester votre fierté et ne jamais vous décevoir.

**À mes chères sœurs** Intissar, Khaoula, Khouloud et mes chers frères Aladine, et Jassem, en reconnaissance de leur humour, leur amour, leur soutien et de leur encouragement. Vous êtes les meilleurs. Vous avez réussi à me supporter pendant mes phases de stress intense et vous avez **toujours trouvé les mots justes. Ce que vous m'avez apporté, et m'apportez toujours, va au-delà de ce tout ce que je pourrais écrire ici.**

À ma grande famille, je cite en particulier ma tante Hinda Amor, mes tantes, mes oncles ainsi que mes cousins et cousines.

# Remerciements

À l'issue de la rédaction de cette recherche, je suis convaincue que la thèse est loin d'être un travail solitaire. En effet, je n'aurais jamais pu réaliser ce travail doctoral sans le soutien d'un grand nombre de personnes dont la générosité, la bonne humeur et l'intérêt manifestés à l'égard de ma recherche m'ont permis de progresser dans cette phase délicate.

Je tiens à exprimer mes plus vifs remerciements à mon directeur de thèse, Brahim Chermiti, pour la confiance qu'il m'a accordée en acceptant d'encadrer ce travail doctoral, pour ses multiples conseils et pour toutes les heures qu'il **a consacrées à diriger cette recherche. Enfin, j'ai été extrêmement sensible** à ses qualités humaines d'écoute et de compréhension tout au long de ce travail doctoral.

Je voudrai rendre hommage à Serge Quilici **qui avait accepté d'initier cette thèse en** collaboration entre **l'Institut Supérieur d'Agronomie de Chott-Mariem** et UMR-PVBMT (Cirad, Réunion). La réalisation de cette thèse n'aurait pas été possible sans sa collaboration.

**J'adresse de chaleureux remerciements à mon** codirecteur de thèse, Pierre François Duyck, de **m'avoir accueillie, conseillée et soutenue tout au long de mon séjours à l'UMR-PVBMT** (Cirad, Réunion).

**J'exprime tous mes remerciements au président de l'Université de La Réunion, Mohamed Rochdi** qui a encouragé cette collaboration entre les deux universités et à Bernard Reynaud **pour les efforts qu'il déploie pour l'encouragement de la recherche scientifique. Je le remercie également pour la confiance et la compréhension qu'il a toujours manifestées à mon égard.**

Tous mes remerciements aux membres des comités de thèse Marc De Meyer, Hélène Delatte, et Benoit Facon **pour les discussions, ainsi qu'aux membres du jury d'avoir bien voulu consacrer du temps à l'examen de ce document et l'intérêt qu'ils y ont porté.**

Merci à Serge Glénac et Jim Payet (mon *Jijim*) **pour l'élevage** des mouches, pour votre aide dans la recherche des fruits sur le terrain. Je les remercie également pour leur accueil et leur soutien durant mon séjour à La Réunion, sans oublier leurs blagues quand je suis en mauvaise humeur.

Ma sympathie s'adresse aussi à Hélène Délatte **qui a toujours su être très disponible et qui m'a** continuellement encouragé tout au long de ce doctorat, ainsi que pour ses nombreux conseils.

J'adresse mille mercis à Benoit Facon et Virginie Ravigné pour leurs multiples conseils, pour les idées, relectures des articles et bavardages, ainsi que pour leur soutien affectif sans faille.

Un énorme merci à Frédéric Chiroleu pour tous ses conseils et ses nombreuses explications en statistiques.

Je souhaite également **remercier l'ensemble du département protection des plantes à l'ISA Chott-Mariem** : Kalthoum Chatti Debbabi, Jamel Kortas, Lobna, Ilhem, Asma, Noura, khmais, Lassaid, Hatem ; pour leur aide, soutien, amitié et encouragement.

Je remercie plus particulièrement Najet Raouni Horrigue pour son aide, sa gentillesse et ses qualités professionnelles.

**À tous ceux qui m'ont supportée et offert leurs amitiés, avec qui j'ai passé des moments agréables et inoubliables au CIRAD 3P.** Merci à Cynthia, Océane, Micheline, Cédric, Antoine, Marciale, Moutou, Sylvain, David, Lulu, et Stéphanie, pour leur bonne humeur et leur accueil. Merci à Magalie Leclair De Bellvue **d'avoir pris le temps de corriger les fautes d'orthographe de ma thèse.** Un grand merci à Michel Grisoni, Michel Roux, Dominique Dessauw, Laurent Costet, et Marc Chillet ainsi que tous les chercheurs au 3P pour leurs bonnes humeurs.

Une pensée particulière et mes remerciements à tous les doctorants Cirad, Sylvia, Morgain, Bastien, Noura, Clara, Cathleen, Maud, Oriane, Olivier, Issa, Brice, Hadidja, Alassane, et Sassa. Bien sûr je **n'oublie pas mon collègue du bureau** Maxime, merci pour la bonne ambiance générale et pour les petits gâteaux aux châtaignes.

Je remercie toutes les personnes qui ont croisé ma route pendant mon séjour à La Réunion et qui ont **su par leur sourire, leurs mots, leurs petits gâteaux, m'apporter du réconfort et la motivation de continuer.**

J'exprime ma gratitude à mes amis. Sarra et Housseem pour vos précieuses amitiés. Asma et Sana pour votre soutien moral. Khaled et Mohammed pour vos aides et vos encouragements sans oublier vos blagues pourries. Soukaina, Essia, et Ridha merci pour votre aide. Ahlem, merci à toi aussi. Hamdi et Hamed pour votre encouragement. Jeanne et Cathleen pour vos disponibilités et vos soutiens continus.

Merci à mes stagiaires, Thomas Brequigny et Laura Boissinot, **de m'avoir aidée dans toutes mes expériences de thèse.** Je tiens à témoigner toute ma reconnaissance aux agriculteurs, pour la liberté qu'ils m'ont accordée pour réaliser mes expériences dans leurs exploitations.

## Résumé

Les mouches des fruits de la famille des Tephritidae sont parmi les ravageurs les plus importants des cultures fruitières et légumières dans le monde. C'est notamment le cas en Tunisie où *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) constitue un frein au développement des cultures fruitières. Dans cette thèse, j'ai testé l'efficacité de différentes méthodes de contrôle de cette espèce. Une détection précoce de la population imaginale avec la para-phéromone « trimedlure » est nécessaire avant l'application d'autres méthodes de lutte. Le bio-insecticide Spinosad est efficace dans la lutte contre *C. capitata* et représente une bonne alternative à l'insecticide organophosphoré Malathion, mais doit faire partie d'une approche de lutte intégrée incluant des systèmes de bait station et de piégeage de masse. Un système de bait station, constitué d'un attractif alimentaire (hydrolysats de protéines) et d'un insecticide (cyperméthrine), s'est avéré efficace dans la réduction des dégâts sur agrumes et pêchers dans les régions à faible densité de *C. capitata*. Ce système est également moins nocif que les traitements chimiques vers les insectes non-cibles. Dans les cultures d'agrumes, d'abricot et de figue, les populations de *C. capitata* ont pu être contrôlées par un système de piégeage de masse contenant un attractif alimentaire à base d'hydrolysats de protéines.

De nombreux cas d'invasions de Tephritidae sont connus dans le monde et plusieurs espèces constituent une menace pour la Tunisie. Dans cette thèse, j'ai mis en évidence les liens existants entre sept espèces de Tephritidae et leur gamme de plantes hôtes. Ce travail a permis de déterminer l'effet de la plante hôte sur les différents traits de leur valeur sélective. La hiérarchie observée dans les performances larvaires de chaque espèce de Tephritidae peut être expliquée en partie par la composition biochimique des fruits hôtes. Les espèces oligophages ont une meilleure survie dans les fruits très riches en eau alors que les espèces polyphages ont une meilleure survie dans les fruits riches en sucre, lipide et fibre. J'ai ensuite comparé la niche fondamentale de ces espèces à leur niche réalisée sur le terrain à La Réunion. Pour les sept espèces, la niche fondamentale est plus large que la niche réalisée ; la différence entre les deux niches est plus importante pour les espèces subissant la compétition avec des espèces dominantes sur le terrain. Également, les espèces spécialistes utilisent des plantes hôtes phylogénétiquement proches contrairement aux espèces généralistes. Ces résultats fournissent des informations utiles pour mieux comprendre les risques d'invasion par les insectes phytophages.

**Mots clefs :** Tephritidae, attract-and-kill, piégeage de masse, bait station, niche fondamentale, niche réalisée, éléments nutritifs, plante-hôtes, performance larvaire

## Abstract

Tephritidae fruit flies are among the most important pests of fruit and vegetable crops worldwide. This is notably the case in Tunisia where *Ceratitis capitata* (Diptera:Tephritidae) restricts the development of fruit crops. In this thesis, I tested the effectiveness of different control methods against this tephritid species. Early detection of imaginal population in the field with para-pheromone « trimedlure » is needed before applying other control methods. Spinosad is effective against *C. capitata* and represents a good alternative to Malathion, but must be part of an integrated pest management approach including bait station and mass trapping systems. A bait station system containing a food attractant and an insecticide (cypermethrin), has been shown effective in reducing damages in citrus and peach orchards in areas with low density of *C. capitata* population. This system is also less harmful than chemical treatments to non-target insects. In citrus, apricot and fig crops, populations of *C. capitata* have been controlled effectively by a mass trapping system containing a food attractant.

Many cases of invasions by Tephritidae are known worldwide and several species constitute a threat to Tunisia. In this thesis, I have highlighted the links between seven tephritid species and their host range. This work allowed to determine the influence of host plant on different traits of Tephritidae fitness. Hierarchy in larval performance of each tephritid species can be explained in part by the nutrient composition of host fruits. Oligophagous species survive better in fruits containing higher contents of water while polyphagous species survive better in fruits containing higher contents of sugars, fat and fiber. I then compared the fundamental niche of these species to their realized niches in La Réunion Island. For the seven tephritid species, the fundamental niche is wider than the realized niche; and the gap between fundamental and realized niches is greater for species in competition with dominant species in the field. Also, specialist but not generalist tephritid species tend to use phylogenetically related plants in both fundamental and realized niches. These results provide necessary information to better understand invasion risks in phytophagous insects.

**Key words:** Tephritidae, chemical control, attract-and-kill, mass trapping, bait station, fundamental niche, realized niche, nutrient compound, host plants, larval performance

## ملخص

يعتبر ذباب الفاكهة من عائلة Tephritidae من أهم آفات محاصيل الفاكهة والخضروات في العالم. و تعاني تونس من تواجد الذبابة المتوسطية للفواكه (*Ceratitis capitata* (Diptera:Tephritidae) التي تتسبب في أضرار ذات أهمية اقتصادية على عدة عوائل ممثلة بذلك عائق أساسي لتنمية وتطوير قطاع إنتاج الفاكهة. درست من خلال هذه الأطروحة نجاعة مختلف طرق مكافحة المعتمدة لحماية الثمار والخضروات من أضرار ذباب الفاكهة. يعتبر الكشف المبكر عن تواجد هذه الذبابة بواسطة المصائد الفيرومونية "trimedlure" ضروري قبل الشروع في عمليات المكافحة. و أثبتت هذه الدراسة أنّ المبيد الحشري "Spinosad" بديلا جيدا للـ Malathion، لفاعليته ضدّ *Ceratitis capitata*، و يفضل استعماله في إطار المكافحة المتكاملة بالتوازي مع تقنيتي الطعوم "bait station" و الصيد المكثف. لقد وقع التأكد من نجاعة طريقة الطعوم التي تتكون من جاذب غذائي ومبيد حشري "Cypermethrine" في الحدّ من الأضرار التي تصيب ثمار الحمضيات والخوخ في البساتين المتواجدة في المناطق الفلاحية ذات كثافة حشرية منخفضة. كما تتميز هذه الطريقة بضعف تأثيراتها الجانبية على الحشرات الغير مستهدفة مقارنة بالمبيدات الحشرية العادية. كما بينت هذه الدراسة نجاعة طريقة الصيد المكثف باستعمال الجاذب الغذائي في الحد من المجمع الحشري للذبابة المتوسطية للفواكه في بساتين القوارص والمشمش والتين.

تعرضت أغلب دول العالم إلى حالات عديدة من الغزو من طرف عدة أصناف من الذباب المنتمي لعائلة Tephritidae. و كما تمثل عدة أصناف من هذه الحشرات الغازية تهديدا مباشرا للفلاحة التونسية. درست في إطار هذه الأطروحة الصلة بين سبعة أنواع من الذباب وتشكيلة النبات العائل الخاصة بهم. وقد بينت هذه الدراسة تحديد تأثير نوع النبات العائل الخصائص الديمغرافية "fitness" للذبابة. إن الترتيب التفاضلي للنبات العائل لدى يرقات كل نوع من أنواع الذباب يمكن تفسيره جزئيا من خلال التركيبة البيو كيميائية للثمار العائل. فأن اليرقات التي تعيش على عدد محدود من العوائل تفضل الثمار الغنية بالماء بينما تلك التي تتغذى على عدد كبير من النباتات العائلة تفضل الثمار الغنية بالسكريات والدهون والألياف. وبعد ذلك قمت بمقارنة أنماط العيش الأساسية لهذه الأصناف من الذباب بجزيرة "La Réunion"، و بينت النتائج أن أنماط العيش الأساسية أكبر الواقعية بالنسبة للسبعة أنواع من الذباب. يتسع الفارق بين نمطي العيش بتواجد وقوة المنافسة بين الأنواع المحلية والأنواع الغازية. مكنتنا هذه النتائج من توفير معلومات هامة فيما يخص خطر الغزو البيولوجي للحشرات ذات الأهمية الفلاحية.

**الكلمات المفتاحية:** الذباب، المكافحة الكيميائية، الجذب والقتل، الصيد المكثف، الطعوم، النمط الأساسي، النمط الواقعي، المواد المغذية، النبات العائل، تخصص اليرقات

## Table des matières

<b>Introduction générale.....</b>	<b>1</b>
<b>Partie 1 : .....</b>	<b>4</b>
<b>Synthèse bibliographique.....</b>	<b>4</b>
<b>1. Importance des filières fruitières et légumières.....</b>	<b>5</b>
<b>2. Les Tephritidae ravageurs des cultures .....</b>	<b>7</b>
2.1. Taxonomie et description morphologique.....	7
2.2. Répartition géographique et plantes hôtes.....	15
2.3. Cycle biologique.....	17
2.4. Importance des dégâts .....	18
2.5. Moyens de lutte .....	20
2.5.1. Surveillance des populations .....	21
2.5.2. Lutte intégrée.....	21
2.5.3. Lutte prophylactique.....	22
2.5.5. Lutte autocide .....	23
2.5.6. Lutte biologique .....	23
2.5.7. Lutte chimique.....	24
<b>3. Attract-and-kill comme une méthode de lutte novatrice contre <i>C. capitata</i> (Diptera : Tephritidae) .....</b>	<b>26</b>
3.1. Piégeage de masse .....	26
3.2. Bait station.....	28
<b>4. Relations insectes-plantes .....</b>	<b>30</b>
4.1. Concept de la niche écologique : Niche fondamentale et niche réalisée .....	30
4.2. Spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages .....	31
4.3. Spécialisation larvaire .....	34
<b>Partie 2 : .....</b>	<b>36</b>
<b>Gestion des populations de la mouche méditerranéenne des fruits <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera: Tephritidae) par la technique attract-and-kill dans différentes cultures fruitières en Tunisie .....</b>	<b>36</b>
<b>Chapitre 1 : Détection précoce des mâles de <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera : Tephritidae) : performance du trimedlure par rapport à l'huile de gingembre.....</b>	<b>37</b>
1. Matériel et méthodes .....	37
1.1. Para-phéromones .....	37
1.2. Vergers expérimentaux.....	38
2. Analyses statistique .....	39
3. Résultats .....	39
4. Discussion .....	41
<b>Chapitre 2 : Efficacité de traitements aériens par le Malathion en comparaison de traitements terrestres par le Spinosad contre <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera : Tephritidae) en vergers d'agrumes.....</b>	<b>43</b>
1. Matériel et méthodes .....	43
1.1. Vergers expérimentaux.....	43
1.2. Suivi de la population adulte de <i>C. capitata</i> .....	45



1.3.	Suivi du taux des fruits piqués.....	45
2.	Analyses statistiques.....	45
3.	Résultats .....	46
3.1.	Suivi de la population adulte de <i>C. capitata</i> .....	46
3.2.	Suivi de taux de fruits piqués .....	47
4.	Discussion .....	48
<b>Chapitre 3 : Efficacité de différents systèmes de la technique Attract-and-kill contre <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera : Tephritidae) en verger de pêcher (<i>Prunus persica</i>) et d'agrumes (<i>Citrus spp</i>) et leurs effets sur les insectes non cibles .....</b>		<b>50</b>
1.	Matériel et méthodes .....	50
1.1.	Traitements .....	50
1.2.	Vergers expérimentaux.....	54
1.3.	Suivi des populations adultes de <i>C. capitata</i> .....	55
1.4.	Évaluation de fruits piqués .....	56
1.5.	Effets de Ceranock et AAL&K sur les insectes non cible.....	56
2.	Analyses statistique .....	57
3.	Résultats .....	58
3.1.	Abondance des males de <i>C. capitata</i> .....	58
3.2.	Suivi de l'évolution des dégâts sur fruits.....	62
3.3.	Effet du bait station sur l'abondance des insectes non cibles.....	66
4.	Discussion .....	69
<b>Chapitre 4 : Gestion des populations de <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera : Tephritidae) par le piégeage de masse dans les oasis tunisiennes sur différentes cultures fruitières .....</b>		<b>73</b>
1.	Matériel et méthodes .....	73
1.1.	Vergers expérimentaux.....	73
1.2.	Traitements : piégeage de masse .....	75
4.1.	Suivi des populations adultes de <i>C. capitata</i> .....	75
1.3.	Évaluation du taux de fruits piqués .....	75
1.4.	Contrôle de la qualité des pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® .....	75
2.	Analyses statistiques.....	76
3.	Résultats .....	76
3.1.	Abondance de <i>C. capitata</i> .....	76
3.2.	Suivi de l'évolution des dégâts sur fruits.....	79
3.3.	Contenu des pièges.....	80
4.	Discussion .....	81
<b>Partie 3 : .....</b>		<b>85</b>
<b>Spécialisation d'hôte chez les Tephritidae de La Réunion .....</b>		<b>85</b>
<b>Chapitre 1 : Spécialisation d'hôte chez les Tephritidae de La Réunion : performances larvaires en relation avec la composition biochimique des fruits hôtes.....</b>		<b>86</b>
1.	Matériel et méthodes .....	87
1.1.	Élevage des Tephritidae .....	87
1.2.	Fruits hôtes .....	88
1.3.	Préparation des larves.....	90
1.4.	Dispositif expérimental .....	91
1.5.	Performance larvaire .....	92
1.6.	Composition nutritionnelle des fruits .....	92

2. Analyses statistiques.....	93
3. Résultats .....	96
3.1. Influence des fruits hôtes sur la survie larvaire .....	96
3.2. Influence des fruits hôtes sur le poids pupal.....	98
3.3. Relation entre les différents traits d’histoire de vie des larves .....	98
3.4. Relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire.....	103
4. Discussion .....	105
<b>Chapitre 2 : Différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée : Cas d’étude des espèces de mouches des fruits généralistes et spécialistes .....</b>	<b>109</b>
1. Matériel et méthodes .....	110
1.1. Données de laboratoire : niche fondamentale.....	110
1.2. Données de terrain : niche réalisée .....	111
1.3. Reconstruction de l’arbre phylogénétique des plantes hôtes .....	111
2. Analyses statistiques.....	112
2.1. Indice de spécialisation.....	112
2.2. Signal phylogénétique .....	112
2.3. Indice de chevauchement de niches.....	113
3. Résultats .....	113
3.1. Comparaison de la spécialisation au laboratoire et sur terrain .....	113
3.2. Signal phylogénétique dans l’utilisation des plantes hôtes au laboratoire et sur terrain .	114
3.3. Comparaison entre les niches des spécialistes et des généralistes.....	115
4. Discussion .....	119
<b>Conclusion générale .....</b>	<b>123</b>
<b>References bibliographiques.....</b>	<b>126</b>

## Liste des figures

<b>Figure 1.</b> Carte des principales régions productrices d'agrumes en Tunisie.....	5
<b>Figure 2.</b> Production moyenne des fruits les plus importants en Tunisie durant la campagne agricole 2014-2015.....	6
<b>Figure 3.</b> Œufs de <i>Dacus frontalis</i> (Diptera : Tephritidae) dans les fruits de <i>Cucumis sativus</i> .....	10
<b>Figure 4.</b> Larves de Tephritidae dans des fruits de <i>Ficus carica</i> (a,b), <i>Prunus persica</i> (c,e,g), <i>Cucumis sativus</i> (d), et <i>Capsicum annuum</i> (f).....	11
<b>Figure 5.</b> Puparia de mouche des fruits (Diptera : Tephritidae). ....	12
<b>Figure 6.</b> Éléments de morphologie de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae). ....	13
<b>Figure 7.</b> Cycle biologique de <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera : Tephritidae) à 25°C sur fruits de pêchers ( <i>Prunus persica</i> ).....	18
<b>Figure 8.</b> Dégâts de mouche des fruits (Diptera : Tephritidae) sur <i>Washington navel</i> (a+b), <i>Prunus persica</i> (c+d), <i>Prunus armeniaca</i> (e), <i>Capsicum annuum</i> (f), <i>Ficus carica</i> (g+h+i), et <i>Cucumis sativus</i> (j). ....	19
<b>Figure 9.</b> Technique d'attract-and-kill avec leur deux systèmes ; le piégeage de masse (a) et le bait station (b+c).....	29
<b>Figure 10.</b> Relation entre préférence et performance chez <i>Papilio machaon</i> : la gamme de plantes hôtes utilisée par les larves est plus large que la gamme de plantes hôtes utilisée par les femelles adultes pour la ponte.....	33
<b>Figure 11.</b> Position géographique de la zone expérimentale dans la région du Nabeul. ....	38
<b>Figure 12.</b> Nombre cumulé de mâles de <i>C. capitata</i> (Somme) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans les zones expérimentales de Nianou et Zawit-Djedidi durant la période de suivi. ....	40
<b>Figure 13.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne par jour) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans la zone expérimentale de Nianou.....	40
<b>Figure 14.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne par jour) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans la zone expérimentale de Zaouit-Djedidi. ....	41
<b>Figure 15.</b> Zones expérimentales de Manzel Bouzalfa, Bou Argoub et Bani Khalled dans la région du Cap Bon de la Tunisie .....	44
<b>Figure 16.</b> Nombre des mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne par jour) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers subissant les différentes modalités de traitements.. ....	47
<b>Figure 17.</b> Taux de fruits piqués (moyenne $\pm$ SE) par les femelles de <i>C. capitata</i> dans les vergers d'agrumes dans la région du Cap Bon sous les trois modalités de traitements.. ....	48
<b>Figure 18.</b> Dispositifs Ceranock de bait station appliqués contre <i>C. capitata</i> dans les vergers de pêcher .....	51
<b>Figure 19.</b> Dispositif AAL&K de bait station appliqué contre <i>C. capitata</i> dans un verger de pêcher .	51
<b>Figure 21.</b> Localisation géographique des différentes zones expérimentales pour les cultures fruitières d'agrumes. ....	55

<b>Figure 22.</b> Dispositif expérimental pour l'évaluation des dégâts sur fruits dans le verger expérimental de pêcheur. ....	56
<b>Figure 23.</b> Dispositif expérimental pour l'échantillonnage des insectes non cible. ....	57
<b>Figure 24.</b> Nombre des mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne $\pm$ SE) capturés dans les pièges Mc-Phail par jour dans les vergers de pêcheurs traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K et Ceranock et dans les vergers de pêcheurs traités conventionnellement par des insecticides dans les trois zones expérimentales.....	60
<b>Figure 25.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne $\pm$ SE) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers d'agrumes traités par les deux dispositifs de bait stations AAL&K et Ceranock et dans les vergers d'agrumes traités par des insecticides dans la zone expérimentale de Grombalia.....	62
<b>Figure 26.</b> Taux des fruits piqués (moyenne $\pm$ SE) par les femelles de <i>C. capitata</i> dans les vergers de pêcheurs traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K et Ceranock et dans les vergers de pêcheurs traités conventionnellement par des insecticides dans les trois zones expérimentales.....	64
<b>Figure 27.</b> Taux de fruits piqués (moyenne $\pm$ SE) par les femelles de <i>C. capitata</i> dans les vergers d'agrumes traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K et Ceranock et dans les vergers d'agrumes traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Grombalia. ....	65
<b>Figure 28.</b> Abondance des chrysopes, coccinelles, hyménoptères et mérides (moyenne $\pm$ SE) dans les vergers traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K et Ceranock et dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Alelcha. ....	68
<b>Figure 29.</b> Abondance des chrysopes, coccinelles, hyménoptères, et mérides (moyenne $\pm$ SE) dans les vergers traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K et Ceranock et dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Ouardanine.....	69
<b>Figure 30.</b> Localisation géographique des différents biotopes expérimentaux dans la région du Gafsa. Bleu : Vergers d'agrumes, jaune : vergers d'abricotiers, et bleu : vergers des figuiers. ....	74
<b>Figure 31.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne $\pm$ SE) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers d'agrumes traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap dans les oasis de Gafsa.....	77
<b>Figure 32.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne $\pm$ SE) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers d'abricotiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap dans les oasis de Gafsa.....	78
<b>Figure 33.</b> Nombre de mâles de <i>C. capitata</i> (moyenne $\pm$ SE) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers de figuiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceranock dans les oasis de Gafsa.....	78
<b>Figure 34.</b> Abondance des mâles de <i>C. capitata</i> (somme $\pm$ SE) capturés au niveau des pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap dans les oasis de Gafsa. ....	79
<b>Figure 35.</b> Taux des fruits piqués (moyenne $\pm$ SE) par les femelles de <i>C. capitata</i> dans les vergers d'agrumes (W. navel et Maltaise), abricotiers et figuiers (Saoudi et Bifère) traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap dans les oasis de Gafsa. ....	80
<b>Figure 36.</b> Pondoïr dans une cage d'élevage de <i>Bactrocera zonata</i> (a) et œufs de <i>Bactrocera zonata</i> sur un papier buvard (b). ....	90

<b>Figure 37.</b> Dispositif expérimental avec godets contenant 5 grammes de milieu à base de pulpe de fruit.....	91
<b>Figure 38.</b> Analyse Canonique des Correspondances (CCA) de la relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae.....	95
<b>Figure 39.</b> Taux de survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. ....	97
<b>Figure 40.</b> Poids pupal ( $10^{-4}$ g) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes.. ....	99
<b>Figure 41.</b> Temps de développement larvaire (jours) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. ....	100
<b>Figure 42.</b> Relation entre poids pupal ( $10^{-4}$ g) et temps de développement larvaire (jours) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. ....	101
<b>Figure 43.</b> Analyses Canonique des Correspondances (CCA) de la relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae.....	104
<b>Figure 44.</b> Indice de spécialisation (PDI, Paired Difference Indices) $\pm$ 95% IC pour 7 espèces de Tephritidae sur 27 espèces de plantes hôtes basé sur la survie larvaire mesurée au laboratoire et la distribution des fréquences d'infestation sur terrain.....	114
<b>Figure 45.</b> Signal phylogénétique des plantes hôtes utilisées par les 7 espèces de Tephritidae au laboratoire et sur terrain.. ....	115
<b>Figure 46.</b> Phylogénie des plantes hôtes et réseaux d'interaction de la communauté des Tephritidae de la Réunion basée sur les données de laboratoire et du terrain. ....	117
<b>Figure 47.</b> Chevauchement de niches calculé pour les 7 espèces de Tephritidae sur 27 espèces de plantes hôtes au laboratoire (a) et sur terrain (b). ....	118

## Listes de tableaux

<b>Tableau 1.</b> Caractéristiques morphologiques des 8 espèces de Tephritidae présentes à La Réunion...	14
<b>Tableau 2.</b> Historique des traitements aériens et terrestres dans différents vergers d'agrumes dans la région du Cap Bon.....	44
<b>Tableau 3.</b> Historique des traitements chimiques et de l'application de deux dispositifs de bait station Ceranock et AAL&K contre <i>C. capitata</i> dans les différentes zones expérimentales de pêcher.....	53
<b>Tableau 4.</b> Historique des traitements chimiques appliqués par voie aérienne et de l'application de deux dispositifs de bait station Ceranock et AAL&K dans les vergers d'agrumes situés dans la zone expérimentale de Grombalia. ....	54
<b>Tableau 5.</b> Principaux fruits hôtes de <i>C. capitata</i> en Tunisie et époques de fructification .....	74
<b>Tableau 6.</b> Contenu des pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap dans les vergers d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers dans les oasis de Gafsa. ....	81
<b>Tableau 7.</b> Stades phénologiques attaqués par les mouches des fruits .....	89
<b>Tableau 8.</b> Analyse (modèle linéaire) du poids pupal en fonction de la survie larvaire et du temps de développement larvaire (DT) de sept espèces de Tephritidae sur les 22 espèces de fruits hôtes. ....	102

## Introduction générale

Les mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) comptent parmi les principaux ravageurs des zones tropicales et subtropicales. Les dégâts très importants causés par ces insectes se retrouvent sur une large gamme de plantes hôtes d'intérêt commercial tant sur les cultures fruitières que maraîchères (White et Elson-Harris 1992). *Ceratitis capitata* est l'espèce la plus répandue et une des plus nuisibles de cette famille. C'est un ravageur de nombreuses cultures fruitières et légumières représentant toujours une menace sérieuse de pertes de récoltes (Liquido *et al.* 1990). En Tunisie, *C. capitata* est un ravageur d'importance économique engendrant des dégâts majeurs sur les fruits d'été et d'hiver, en particulier sur les agrumes, les pêches, les abricots et les figes.

La lutte chimique est le moyen le plus utilisé contre ce ravageur en Tunisie depuis son invasion en 1885 (Fimiani 1989). Toutefois, l'utilisation abusive et non rationnelle des insecticides est la cause d'apparition de problèmes telles que la pollution de l'environnement, la toxicité vers les insectes non cibles (Gerson et Cohen 1989; Michaud 2003; Michaud et Grant 2003), l'augmentation du taux de résidus toxiques dans les fruits commercialisés et l'apparition de résistance chez ce ravageur (Magaña *et al.* 2007). En outre, l'utilisation de ces insecticides n'empêche pas toujours l'apparition de dégâts (Hafsi *et al.* 2015a) qui peuvent atteindre 15% dans les zones traitées. Également, en Tunisie, un essai de lâcher de mâles stériles a été effectué en 2007 dans la région de Beni Khalled et les résultats de cette étude n'étaient pas encourageants, ce qui a conduit à l'abandon de cette méthode de lutte. La recherche d'alternatives efficaces, plus respectueuses de l'environnement et qui répondent aux exigences des marchés, où les normes de traçabilité et de contrôle de qualité sont de plus en plus rigoureuses, s'avère nécessaire. Une détection précoce de l'insecte dans le verger permet d'appliquer la méthode de lutte la plus adaptée quand le niveau de la population est faible, ce qui représente une clé dans la réussite de la lutte contre ce ravageur.

En Tunisie, si la mouche méditerranéenne des fruits, *C. capitata*, demeure le principal ravageur des cultures fruitières, différentes espèces de la famille des Tephritidae comme *Bactrocera zontata*, *Zeugodacus cucurbitae*, *Dacus ciliatus* et *Dacus frontalis* sont présentes dans des pays voisins et risquent de s'établir en Tunisie, représentant ainsi une réelle menace pour l'agriculture du pays.

La famille des Tephritidae est connue pour un grand nombre d'invasions à l'échelle mondiale. L'introduction et l'établissement de ces mouches des fruits dans de nouveaux

territoires sont devenus des phénomènes importants avec l'intensification du commerce international des produits agricoles, du trafic des passagers par voie aérienne ou terrestre, l'hétérogénéité des législations phytosanitaires nationales et internationales et le changement climatique. Les espèces invasives peuvent avoir des impacts économiques catastrophiques et peuvent menacer la biodiversité indigène et les fonctions de l'écosystème envahi. Une fois une espèce exotique établie, son éradication et son contrôle sont souvent difficiles, voire impossibles (Kolar et Lodge 2001).

L'importance des Tephritidae comme ravageurs potentiels pour la Tunisie est attestée par leur inscription dans la liste de quarantaine. Ainsi, développer et établir les analyses de risques phytosanitaires liées à l'introduction des mouches des fruits exotiques est une nécessité. Les analyses de risques phytosanitaires font généralement appel à une bonne connaissance des liens existants entre les espèces de Tephritidae et leur gamme de plantes hôtes.

Les objectifs principaux de cette thèse sont de tester l'efficacité de différentes méthodes de lutte contre la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* en Tunisie dans différents agrosystèmes et d'étudier les interactions entre les Tephritidae invasives ou potentiellement invasives et leurs plantes hôtes.

L'objectif de la première partie est de déterminer les méthodes de lutte les plus efficaces contre *C. capitata* en Tunisie. Dans un premier chapitre, l'efficacité de deux paraphéromones (le trimedlure et l'huile de gingembre « Enriched Ginger Root Oil (EGRO) ») dans la détection précoce des mâles de *C. capitata* a été testée dans les vergers d'agrumes. Dans un deuxième chapitre, l'efficacité des traitements aériens par le mélange « succès appât » et Malathion effectués dans les régions agrumicoles (Nord) a été évaluée. Dans un troisième chapitre, l'efficacité de deux dispositifs de bait station « Ceranock® » et « AAL&K® » a été évaluée contre *C. capitata* en vergers d'agrumes et de pêchers en mesurant l'effet de ces deux dispositifs sur les insectes non cibles. Enfin, dans un quatrième chapitre, l'efficacité de l'attractif alimentaire « Ceratrap® » utilisé dans la technique de piégeage de masse contre *C. capitata* dans des vergers d'agrumes, de figuiers et d'abricotiers a été testée dans les oasis tunisiennes.

L'objectif de la deuxième partie est d'étudier les relations entre les Tephritidae et leurs plantes hôtes. Un premier chapitre de cette deuxième partie vise à mettre en évidence les mécanismes de spécialisation d'hôte chez les Tephritidae en étudiant la spécialisation larvaire en fonction de la composition biochimique des fruits. Premièrement, nous avons mesuré la



performance larvaire de sept espèces de Tephritidae présentes à La Réunion sur 22 espèces de plantes hôtes appartenant à 11 familles. Pour ces 22 espèces de plantes hôtes, nous avons collecté les informations sur leur composition biochimique (éléments nutritifs) dans la littérature et nous avons examiné dans quelle mesure celle-ci était associée aux différences observées dans la performance larvaire de ces espèces.

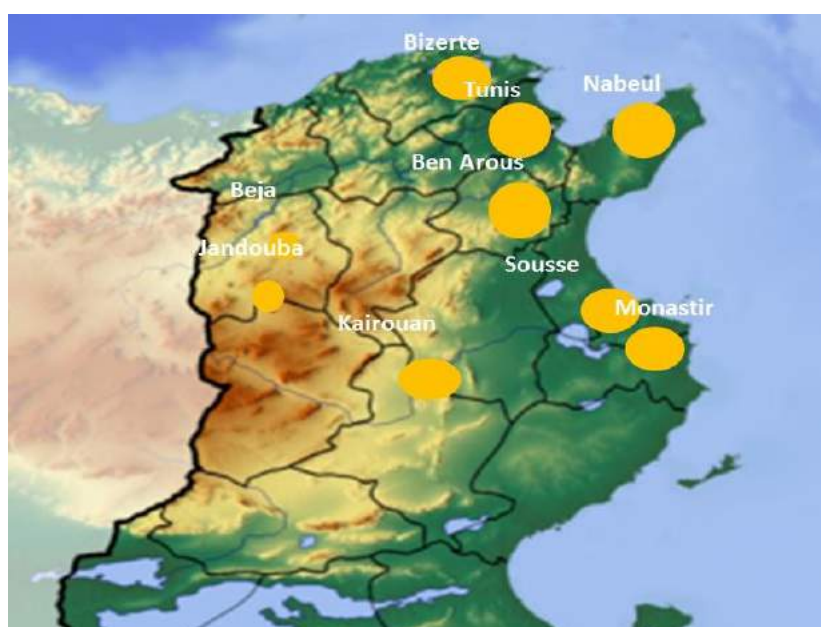
Un deuxième chapitre de cette partie porte sur la comparaison des niches fondamentales et réalisées de ces espèces sur une large gamme de ressources, afin de mieux comprendre les déplacements sur cette niche « plantes hôtes » à la suite d'invasions successives. Pour cette partie, nous avons d'abord mesuré la niche fondamentale en utilisant la survie larvaire mesurée au laboratoire des 7 espèces de Tephritidae élevées sur 27 espèces de fruits appartenant à 13 familles de plantes. Nous avons ensuite caractérisé la niche réalisée en étudiant la fréquence des échantillons infestés par chaque espèce de Tephritidae sur le même ensemble de fruits sur terrain. Nous avons estimé également le chevauchement de niches entre les 7 espèces de Tephritidae au laboratoire et sur le terrain. En parallèle, nous avons vérifié si les espèces spécialistes et généralistes ont tendance à se nourrir sur des plantes phylogénétiquement liées de leurs niches fondamentales et réalisées.

**Partie 1 :**  
Synthèse bibliographique

## 1. Importance des filières fruitières et légumières

Dans l'histoire de l'humanité, rares sont les pays ayant connu une croissance économique rapide et vaincu la pauvreté sans que ces progrès aient été précédés ou accompagnés du développement de l'agriculture. L'agriculture, jusqu'à nos jours est encore le moteur des économies de la plupart des pays (Bertheliet et Lipchitz 2005).

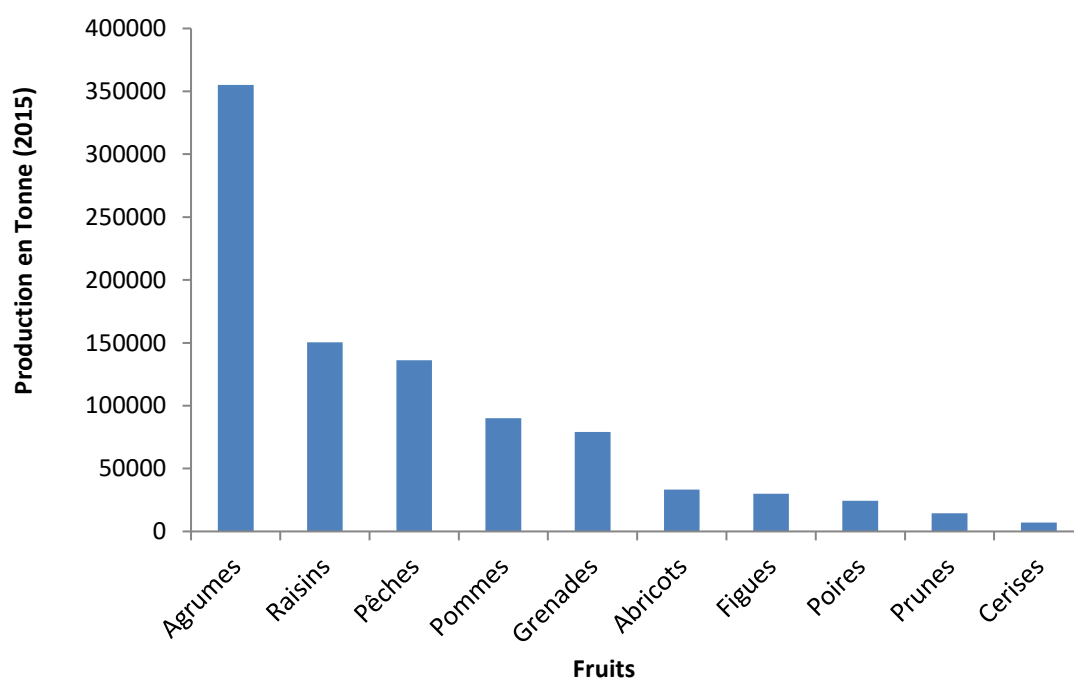
L'agriculture tunisienne génère environ 13 % du PIB (17 % avec l'agro-alimentaire), emploie environ 20 % de la population active et contribue à environ 8% des exportations. La structure de la production agricole est dominée par les cultures fruitières et maraichères dont la production des agrumes est la plus importante avec 350 000 Tonnes en 2015. 12% de cette production d'agrumes (essentiellement les cultivars orange Maltaise et citron) sont destinés à l'exportation. La Tunisie est le premier exportateur mondial de l'orange Maltaise demi sanguine avec comme principale destination la France qui reçoit plus de 90% du volume exporté. Les principales zones de production d'agrumes (Figure 1) sont la partie méridionale du Cap Bon (Nabeul, Menzel Bouzelfa, El Gobba, Niannou, Beni Khaled et Hammamet). D'autres zones de production sont apparues dans les environs de Tunis (Mornag, La Soukra, Manouba, ...), les différents points le long de la côte au Sud de Bir Bou Reguba, Sousse, Mahdia et Monastir et la plaine de Sidi Bouzid et Kairouan (GIF 2015).



**Figure 1.** Carte des principales régions productrices d'agrumes en Tunisie (Google earth 2016).

Les pêches, également, sont une culture importante en Tunisie avec une production de l'ordre de 136 100 tonnes en 2015 (Figure 2). En effet, la production est en progression continue, ce qui offre de bonnes perspectives à l'export. Les pêches sont exportées vers plusieurs destinations, principalement, l'Europe et les pays du Golfe. Les principales zones productrices des pêches sont le Nord (Manouba et Ben Arous) et le Centre (Mehdia et Sfax) de la Tunisie. La gamme des variétés cultivées est très étendue, avec un décalage de maturité entre régions, assurant ainsi une disponibilité des fruits pendant 3 à 4 mois (GIF 2015).

L'abricot est un fruit important dans l'économie de la Tunisie avec une production totale estimée à 33 400 tonnes en 2015 (Figure 2) dont la production précoce est totalement destinée à l'export vers l'Europe et les pays du Golfe qui représente d'ailleurs 65% de la production totale du pays. En Tunisie, l'abricotier est cultivé dans les régions les plus chaudes comme Kairouan, Sfax et Gafsa. L'assortiment variétal actuel est assez riche, se composant de seize variétés dont neuf précoces, cinq de saison et deux tardives s'échelonnant de mi-avril à fin Août (GIF 2015).



**Figure 2.** Production moyenne des fruits les plus importants en Tunisie durant la campagne agricole 2014-2015 (GIF 2015).

L'agriculture est une activité importante pour l'économie de La Réunion : le territoire agricole couvre 20% de la surface de l'île, occupe 10% des actifs, dégage 5% du produit brut régional, ce qui lui fournit son premier poste d'exportation (Source : Chambre d'Agriculture de La Réunion 2015). La plupart des exploitations de maraîchage sont de petite taille. La culture de la canne à sucre couvre 24 400 ha (57 % de la surface agricole utilisée), alors que la filière fruits et légumes n'occupe que 4 900 ha (Chambre d'Agriculture de La Réunion 2015). La quasi-totalité des fruits et légumes courants peut être produite à La Réunion grâce à l'ensoleillement et à l'altitude. Seuls 18% de la production sont commercialisés via des organisations de producteurs. Les fruits et légumes sont vendus en majorité (70%) sur les marchés locaux au détriment des grandes et moyennes surfaces (30%), soit une proportion inverse de la métropole. Pour les fruits, l'ananas Victoria est le produit phare de cette activité devant le letchi, la mangue et les fruits de la passion. Pour la production de fruits et légumes impossible ou onéreuse, les importations atteignent 37 300 tonnes et les exportations représentent 1 820 tonnes.

Les filières fruitières et maraîchères, en Tunisie comme à La Réunion, restent toutefois confrontées à de nombreuses difficultés d'ordre phytosanitaire avec comme ravageurs majeurs les mouches des fruits de la famille des Tephritidae, qui engendrent des pertes de récoltes pouvant atteindre jusqu'à 100% de la production (Jerraya 2003; Ryckewaert *et al.* 2010).

## **2. Les Tephritidae ravageurs des cultures**

### **2.1. Taxonomie et description morphologique**

Les différentes espèces de la famille des Tephritidae sont des ravageurs importants s'attaquant à un grand nombre de plantes hôtes parmi les cultures fruitières et maraîchères et engendrant des pertes de production considérables. Cette famille comprend plus de 4625 espèces (Norrbom *et al.* 1998) (réparties dans différentes tribus, et 500 genres environ) occupant les régions tropicales et tempérées (Christenson et Foote 1960; White et Elson-Harris 1992). Entre 35 et 40% des espèces de mouches des fruits sont polyphages, s'attaquant à des fruits appartenant à plusieurs familles. Une part importante de Tephritidae n'est pas frugivore au sens strict. Certains taxons comme la sous-famille des Trypetinae, par exemple, s'attaquent aux fleurs (surtout de la famille des Asteraceae). D'autres comme la sous-tribu des

Gastrozonina sont des ravageurs de tissus parenchymateux de racines, de tiges ou de feuilles montrant ainsi leur intérêt en lutte biologique contre plusieurs plantes adventices (White et Elson-Harris 1992).

La taxinomie des Tephritidae, communément appelés mouches des fruits, est la suivante (White et Elson-Harris 1992) :

Règne : Animalia

Embranchement : Arthropoda

Sous-embranchement : Hexapoda

Classe : Insecta

Sous-classe : Pterygota

Division : Endopterygota

Infra-classe : Neoptera

Ordre : Diptera

Sous-ordre : Brachycera

Division : Cyclorrapha,

Groupe : Schizophora

Section : Haplostomata

Super-famille : Tephritoidea

Famille : Tephritidae

La relation entre les différentes espèces de Tephritidae et leurs plantes hôtes représente un continuum allant des espèces monophages capables de se développer sur une seule plante hôte à des espèces très polyphages capables de se développer sur plusieurs centaines d'espèces de plantes appartenant à de nombreuses familles (Fletcher et Prokopy 1991). À titre d'exemple on trouve :

- *Bactrocera oleae*, la mouche de l'olive, est seulement inféodée à l'olivier (*Olea europaea*), et montre une monophagie stricte,
- *Neoceratitis cyanescens*, la mouche de la tomate, est oligophage et inféodée uniquement à quelques espèces de la famille des Solanaceae,

- *Dacus demmerezi*, la mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien, est oligophage, ne s'attaquant qu'à un nombre restreint de plantes hôtes appartenant, pour la plupart, à la famille des Cucurbitaceae,
- *Ceratitis capitata*, la mouche méditerranéenne des fruits, montre une extrême polyphagie s'attaquant, dans le monde, à plus de 350 espèces des plantes hôtes cultivées et sauvages appartenant à de nombreuses familles botaniques.

En Tunisie, trois espèces de Tephritidae ravageurs des cultures sont connues : *C. capitata*, la plus importante, *Bactrocera oleae*, et *Dacus frontalis* (Hafsi *et al.* 2016). À La Réunion, 8 espèces de Tephritidae sont économiquement préjudiciables aux cultures fruitières et aux cultures maraîchères (Etienne 1972).

La tribu des Ceratitidini compte quatre espèces :

*Neoceratitis cyanescens* (Bezzi) : la mouche de la tomate,  
*Ceratitis quilicii* De Meyer: la mouche du Natal,  
*Ceratitis capitata* (Wiedemann) : la mouche méditerranéenne des fruits,  
*Ceratitis catoirii* Guérin-Ménéville : la mouche des fruits des Mascareignes.

La tribu des Dacini compte quatre espèces :

*Dacus ciliatus* Loew : la mouche éthiopienne des Cucurbitaceae,  
*Dacus demmerezi* (Bezzi) : la mouche des Cucurbitaceae de l'Océan Indien,  
*Zeugodacus cucurbitae* (Coquillett) : la mouche du melon,  
*Bactrocera zonata* (Saunders) : la mouche de la pêche.

Parmi ces différentes espèces citées, quatre sont inféodées aux cultures fruitières (*C. quilicii*, *C. capitata*, *C. catoirii* et *B. zonata*), et sont des espèces polyphages. Les quatre autres sont oligophages et inféodées aux cultures maraîchères (*N. cyanescens* inféodée à la famille des Solanaceae et *D. ciliatus*, *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* inféodées à la famille des Cucurbitaceae).

La distinction entre les différentes espèces de Tephritidae, basée sur des critères morphologiques des œufs, des larves et des pupes est très difficile : aussi, l'identification requiert souvent de laisser le développement se poursuivre jusqu'à l'émergence des adultes. Ceci souligne le grand intérêt des méthodes moléculaires de reconnaissance des espèces aux stades pré-imaginaux comme c'est le cas pour *C. capitata* (Huang *et al.* 2009) et *B. zonata*

(Asokan *et al.* 2011; Mezghani *et al.* 2013). Les différentes espèces de mouches des fruits de la famille des Tephritidae présentent quatre stades de développement qui se succèdent :

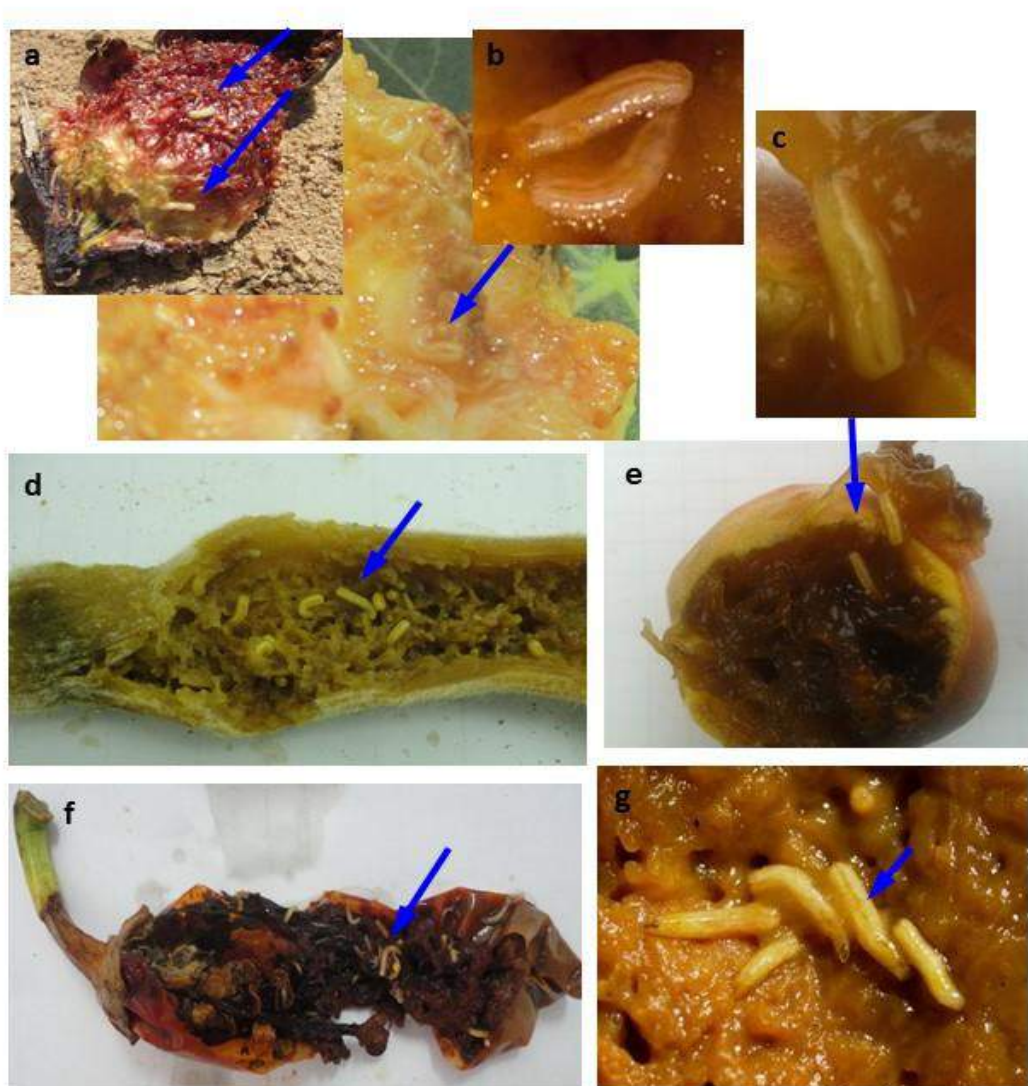
**Œuf :** l'œuf est allongé, légèrement incurvé et de couleur blanc crème (Figure 3). Il mesure en moyenne 1-2 mm de longueur et 0.1-0.2 mm de diamètre (Jerraya 2003). Il est déposé dans des loges façonnées par la femelle juste avant la ponte à l'aide de son ovipositeur.



**Figure 3.** Œufs de *Dacus frontalis* (Diptera : Tephritidae) dans les fruits de *Cucumis sativus* (Clichés originaux 2015).

**Larves :** les larves sont des asticots typiques de diptères qui vivent et se nourrissent dans les fruits (Figure 4). La larve de premier stade mesure en moyenne 2 mm et elle est la plus difficile à observer dans le fruit. Le deuxième stade larvaire mesure environ 3 mm alors que le troisième stade larvaire appelé aussi « larve pré-pupale », mesure environ 8 mm. Lorsqu'elle termine son développement, la larve quitte le fruit et entre dans le sol pour passer au stade pupal. La partie antérieure de la larve est allongée et porte des crochets buccaux tandis que la partie postérieure, tronquée, est garnie de deux stigmates. Les larves sont de couleur blanchâtre puis deviennent de couleur ivoire juste avant la pupaison.





**Figure 4.** Larves de Tephritidae dans des fruits de *Ficus carica* (a,b), *Prunus persica* (c,e,g), *Cucumis sativus* (d), et *Capsicum annuum* (f) ( Clichés originaux 2015).

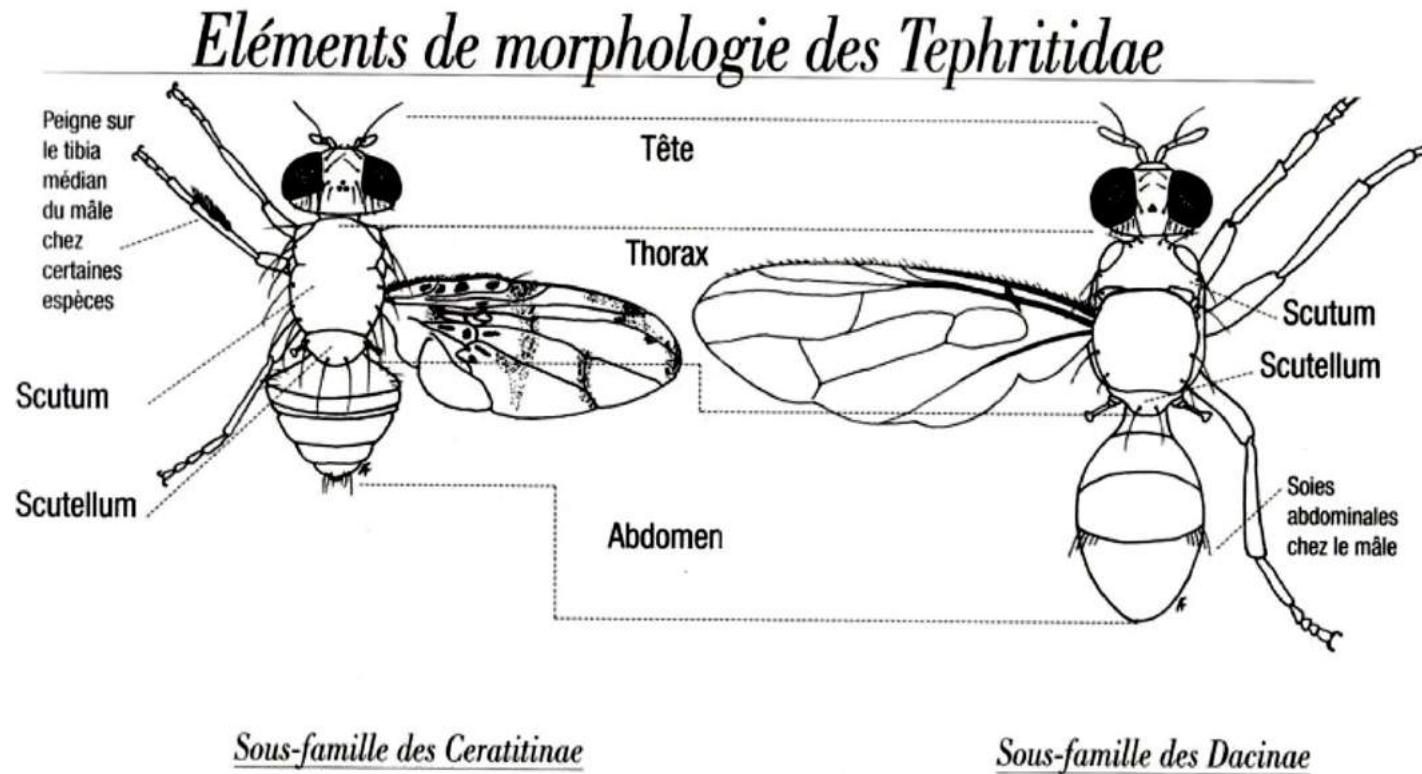
**Pupe :** la pupe est un petit tonnelet (Figure 5), brun-jaunâtre avec des stries transversales brunes (Jerraya 2003). L’enveloppe externe de la pupe est issue de la transformation du tégument du dernier stade larvaire. Il n’y a donc pas de mue visible comme dans le cas des chenilles. La pupaison se déroule dans le sol à une profondeur de 2 à 4 mm bien que l’on puisse parfois trouver des pupes dans certains fruits. Les Tephritidae sont des diptères cyclorrhaphes, c’est-à-dire chez lesquels l’adulte émerge de sa pupe en poussant un opercule appelé aussi couvercle circulaire.



**Figure 5.** Puparia de mouche des fruits (Diptera : Tephritidae) dans le sol. (Cliché original 2016).









**Adulte :** la taille de l'adulte change en fonction de l'espèce de Tephritidae. Les Tephritidae adultes présentent les caractéristiques suivantes (Delvare et Aberlenc 1989) (Tableau 1, Figure 6) :

- des soies frontales (inclinées),
- une nervure subcostale se recourbant vers l'avant à son extrémité et disparaissant avant d'atteindre la costale,
- un abdomen formé de cinq ou six segments visibles et se terminant chez les femelles par un ovipositeur pointu,
- une ornementation alaire parfois très réduite mais le plus souvent constituée de rayures ou de taches jaunes, brunes ou noires.



**Figure 6.** Éléments de morphologie de mouches des fruits (Diptera : Tephritidae) (Quilici et Jeuffrault 2001).

**Tableau 1.** Caractéristiques morphologiques des 8 espèces de Tephritidae présentes à La Réunion.

			
Ailes : dessin caractéristique de bandes brunes Scutellum : entièrement noir dans sa moitié apicale	-Scutellum : bandes longitudinales claires isolant 3 taches noires -Tibia médian, muni d'un peigne chez le mâle	-Tête : soies orbitales noires chez le mâle -Scutellum : bande transversale sinueuse claire près du bord antérieur -Ailes : claires, sans bande foncée à l'extrémité de la nervure médiane	-Tête : soies orbitales blanches chez le mâle -Scutellum : bande transversale sinueuse claire près du bord antérieur -Ailes : claires, avec bande foncée à l'extrémité de la nervure médiane
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	<i>Ceratitis quilicii</i>	<i>Ceratitis capitata</i>	<i>Ceratitis catoirii</i>
<b>Ceratitisini</b>			
			
-Scutum : pas de bande jaune longitudinale -Ailes : nervure médio-radiale sans tache, bande costale étroite et nette -Taille : <8mm -Forme générale : fine	-Scutum : fine bande jaune longitudinale -Ailes : bande foncée diffuse le long de la nervure médio-radiale, bande costale sombre, large et peu marquée -Taille : >8mm -Forme générale : massive	-Couleur orangée -Scutum avec trois lignes médianes jaunes parallèles, deux larges bandes jaunes latérales et deux macules noires frontales -Ailes portant trois taches noires	-Ailes : tache noire à l'extrémité, absence de bande transversale le long de la nervure médio-cubitale -Scutum : 2 bandes jaunes longitudinales
<i>Dacus ciliatus</i>	<i>Dacus demmerezii</i>	<i>Zeugodacus cucurbitae</i>	<i>Bactrocera zonata</i>
<b>Dacini</b>			

## 2.2. Répartition géographique et plantes hôtes

La distribution géographique des espèces de mouches des fruits est essentiellement liée à des facteurs climatiques comme les précipitations et la température, mais aussi à la disponibilité de leurs plantes hôtes et à leur histoire d'invasion (Vargas *et al.* 1990; Vayssières 1999; Duyck *et al.* 2004; De Meyer *et al.* 2010). Les facteurs abiotiques tels que la température, l'humidité et la lumière, ainsi que les plantes hôtes jouent un rôle important sur l'abondance des mouches en intervenant directement ou indirectement sur le taux de développement, la mortalité et la fécondité (Bateman 1972; Duyck *et al.* 2006b). L'influence des plantes hôtes revêt une importance capitale en déterminant le nombre de générations et donc le nombre de femelles en quête de ponte dans un biotope donné (Bodenheimer 1951; Carey 1984).

***Ceratitis catoirii*** : cette espèce est endémique de l'île Maurice et de La Réunion (Orian et Moutia 1960), d'où son nom commun de « mouche des Mascareignes ». N'ayant pas été retrouvée à Maurice depuis 1986, elle est considérée comme éteinte sur cette île (White *et al.* 2000). Cette espèce a été détectée en Afrique du Sud, en provenance de mangues mauriciennes, mais ne s'y est jamais établie (Munro 1925; De Meyer 2000).

***Ceratitis capitata*** : cette espèce se trouve actuellement dans presque toutes les régions tropicales et subtropicales du globe, excepté une grande partie de l'Asie et le continent Nord-Américain d'où elle a été éradiquée à diverses reprises (White et Elson-Harris 1992). La zone d'origine de *C. capitata* a été longtemps sujette à controverses, cependant, les études sur ses plantes hôtes et parasitoïdes, ainsi que l'analyse des microsatellites (Bonizzoni *et al.* 2000) ont permis de confirmer qu'elle se situe dans la région Sud-Est de l'Afrique. Elle a été introduite en Tunisie vers 1855 (Fimiani 1989) et à La Réunion en 1939 (Etienne 1982). Cette espèce attaque la quasi-totalité des cultures fruitières et elle est décrite dans le monde sur plus de 350 plantes hôtes de différentes familles (Liquido *et al.* 1990). En Tunisie, elle développe plusieurs générations par an en s'attaquant à un grand nombre d'espèces fruitières dont la production s'étale sur toute l'année. *Ceratitis capitata* commence son activité en mars sur les espèces à maturité précoce (pêches et abricots), et se termine sur les agrumes en février l'année suivante avec, au total, 7 à 10 générations (Gahbiche 1993).

***Ceratitis quilicii*** : à La Réunion, cette espèce décrite auparavant sous le nom de *Ceratitis rosa* R2 (Virgilio *et al.* 2013) depuis sa première détection en 1955 (Etienne 1982). cette espèce n'est connue que dans la partie Sud et Est du continent africain ainsi que dans les Mascareignes (White et Elson-Harris 1992; De Meyer 2000; Baliraine *et al.* 2004). L'analyse



des microsatellites sur cette espèce révèle également une origine de la région Sud-Est de l'Afrique (Baliraine *et al.* 2004). Comme *C. capitata*, elle s'attaque aussi à la quasi-totalité des cultures fruitières et elle est considérée comme la plus nuisible des trois *Ceratitis* présentes à la Réunion. Elle est présente dans toutes les régions de l'île, du littoral jusqu'à 1 500 m d'altitude.

***Bactrocera zonata*** : cette espèce est originaire de l'Inde où elle a été signalée en premier lieu au Bengale (Kapoor 1993). Elle est présente dans divers pays d'Asie tropicale : Inde, Indonésie (Sumatra, Moluques), Laos, Sri Lanka, Vietnam, Thaïlande (White et Elson-Harris 1992), Birmanie, Népal, Bangladesh, et probablement dans toute la région Sud-Est de l'Asie (Kapoor 1993). Plus récemment, elle a envahi l'Égypte où elle est devenue un ravageur important (Taher 1998). Cette espèce a été signalée pour la première fois à La Réunion en 1991 et ne s'est répandue sur la totalité de l'île qu'à partir de 2000 (Hurtrel *et al.* 2002).

***Dacus demmerezi*** : cette espèce est originaire du Sud-Ouest de l'Océan Indien (Vayssières 1999) et possède une aire de distribution limitée à Madagascar et aux îles Mascareignes. C'est une espèce relativement ubiquiste et peut se rencontrer du niveau de la mer jusqu'à 1 500 m à La Réunion et cause des dégâts principalement sur les fruits de la famille des Cucurbitaceae.

***Dacus ciliatus*** : elle est originaire d'Éthiopie (Maher 1957) et elle a été signalée pour la première fois en Inde en 1914. Elle se répartit dans l'Afrique centrale, de l'Est et du Sud, à Madagascar, dans la péninsule arabique, Pakistan, Inde, Bangladesh et Sri Lanka (White et Elson-Harris 1992). Elle a été détectée pour la première fois à l'île Maurice et à La Réunion en 1964 (Pointel 1964). C'est une espèce associée principalement à la famille des Cucurbitaceae. Son aire de répartition à la Réunion irait du littoral jusqu'à 1 200 m.

***Zeugodacus cucurbitae*** : cette espèce, décrite auparavant sous le nom de *Bactrocera cucurbitae* (Virgilio *et al.* 2015) est originaire d'Asie (Dhillon *et al.* 2005). Elle a été involontairement introduite à Hawaï à partir du Japon en 1895 (Clausen 1978). *Zeugodacus cucurbitae* est présente dans différents pays d'Afrique de l'Est et de l'Ouest (Vayssières *et al.* 2007; Vayssières *et al.* 2008) et en Océanie (NAPPO 2012). *Zeugodacus cucurbitae* a été signalée à La Réunion pour la première fois en 1972 (Etienne 1982). A La Réunion ainsi qu'à Maurice, elle se développe essentiellement sur des fruits de la famille des Cucurbitaceae. Elle est présente du littoral jusqu'à 600 m d'altitude à La Réunion.

***Neoceratitis cyanescens*** : cette espèce est originaire de Madagascar où elle a été décrite pour la première fois en 1923. Elle a été introduite à La Réunion puis île Maurice où les

dégâts ont été enregistrés, respectivement, en 1951 et 1960 (Orian et Moutia 1960; White *et al.* 2000). Cette mouche a été signalée à Mayotte pour la première fois en 1992 (Vayssières *et al.* 2001). *Neoceratitis cyanescens* est inféodée aux plantes hôtes domestiques et sauvages de la famille des Solanaceae et son aire de répartition sur île de la Réunion s'étend du littoral jusqu'à 1500 m (Etienne 1982).

### 2.3. Cycle biologique

Presque tous les Tephritidae (Ceratitinae : Dacinae) ont un cycle de développement de base similaire (Figure 7). Un comportement de cour du mâle précède généralement l'accouplement. Le fait le plus remarquable est, chez certaines espèces, l'existence d'un appel phéromonal des mâles. C'est notamment le cas pour les mâles de *C. capitata*, *C. rosa* et *C. catovirii* (Feron 1962; Myburgh 1962). L'appel consiste en une dévagination de l'ampoule anale qui libère une phéromone très odorante attractive pour la femelle. Après l'accouplement, les femelles déposent leurs œufs dans un fruit hôte potentiellement approprié en perforant l'exocarpe grâce à leur ovipositeur.

Chaque espèce a un rythme circadien différent. Ainsi, pour *C. catovirii*, l'heure préférentielle de ponte se situe dans l'après-midi. *Zeugodacus cucurbitae* a son heure préférentielle de ponte entre 8h et 14h (Atiama 2014) alors que celle de *N. cyanescens* se situe entre 15h et 17h (Brévault et Quilici 1999). L'activité de ponte est à son optimum en fin d'après-midi pour *C. quilicii*, et entre 11h30 et 17h30 pour *D. demmerezi*. Pour *D. ciliatus*, deux pics de ponte ont été observés dans la journée : à 10h (pic majeur) et à 15h (pic secondaire). *Ceratitis capitata* présente un pic de ponte vers 12h (Vayssières 1999; Quilici *et al.* 2004).

Après la ponte, les femelles de nombreuses espèces marquent le site de ponte en y déposant une phéromone de marquage (*HMP* : Host Marking Pheromone) qui inhibe la ponte d'autres femelles sur le même fruit (Prokopy et Roitberg 1984). À l'éclosion, de minuscules larves émergent des œufs et se développent à l'intérieur du fruit en consommant la pulpe. La durée du développement larvaire, qui comprend trois stades (L1, L2, L3), peut varier fortement pour une espèce donnée en fonction du fruit hôte (Carey 1984; Fernandes Da Silva et Zucoloto 1993), par exemple, chez *C. capitata* elle est de l'ordre de 6 jours à 25°C. En fin de développement, les larves atteignent une longueur de 7 à 8 mm.

À maturité, les larves quittent le fruit par une brusque détente pour venir s'empurger dans le sol, à une profondeur comprise entre 2 et 4 cm formant ainsi des pupes d'environ 5

mm de long dont la taille varie suivant l'espèce de Tephritidae, la nature de l'hôte et la densité larvaire. L'émergence des adultes est suivie d'une période de maturation de plusieurs jours au bout de laquelle ils deviennent sexuellement actifs (5 jours pour *C. capitata* à 25°C). Les adultes nouvellement émergés possèdent des réserves issues de la phase larvaire qui leur permettent de survivre 1 à 2 jours. L'adulte, tout comme la larve, a besoin d'hydrates de carbone et d'eau pour survivre et les femelles ont besoin de protéines pour assurer la maturation des œufs (Christenson et Foote 1960; Bateman 1972). La durée de vie des adultes de *C. capitata* est de l'ordre de 36 jours à 25°C (Shoukry et Hafez 1979).



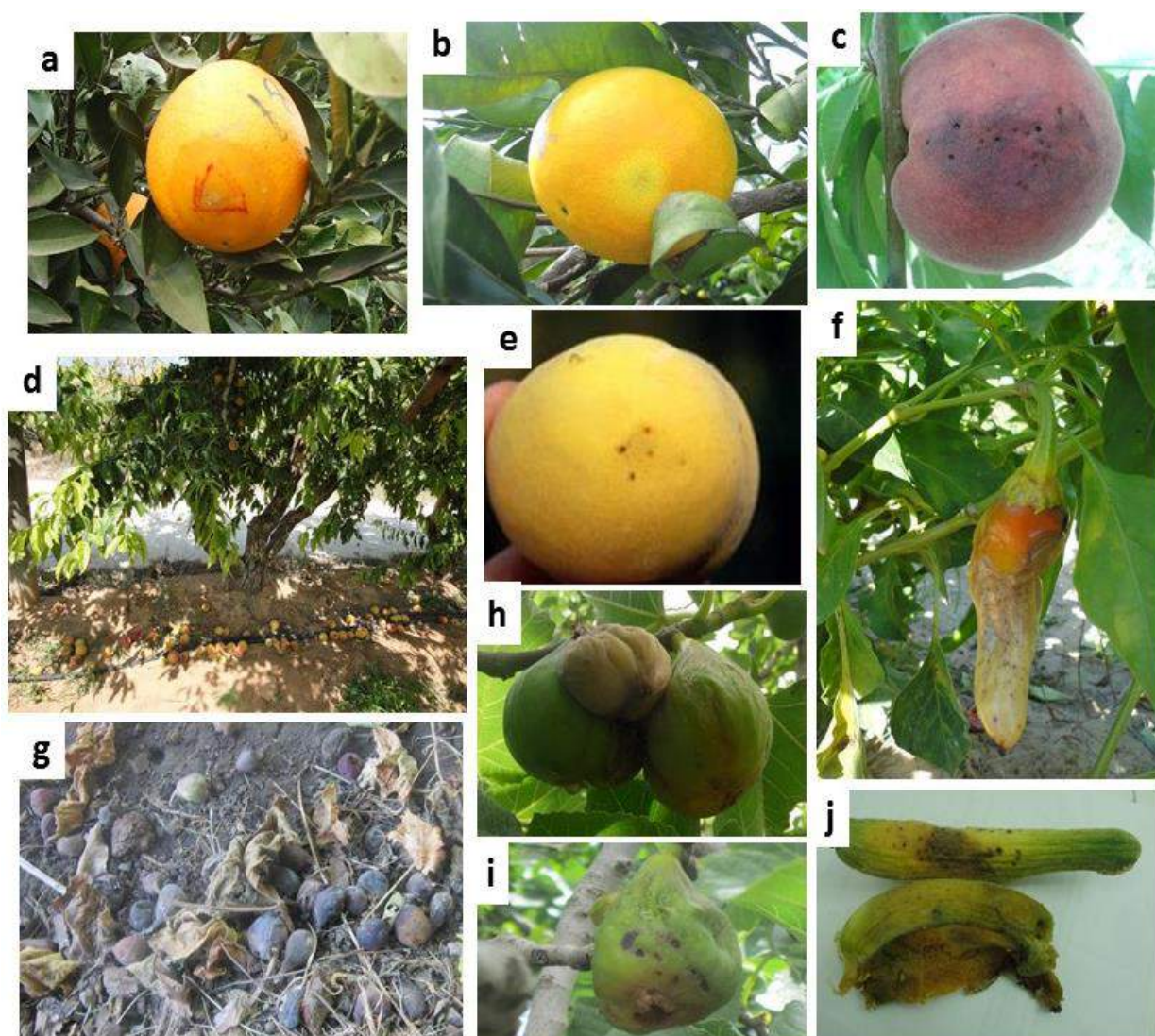
**Figure 7.** Cycle biologique de *Ceratitidis capitata* (Diptera : Tephritidae) à 25°C sur fruits de pêchers (*Prunus persica*) : (1) ponte des femelles, (2) éclosion des larves dans le fruit (49h), (3) pupaison du troisième stade larvaire dans le sol (6j), (4) émergence des adultes (mâle et femelle) (10j), (5) maturation sexuelle des femelles et recherche d'un site de ponte (5j) (Clichés originaux 2016).

#### 2.4. Importance des dégâts

Les Tephritidae sont des insectes phytophages dont les larves se développent à l'intérieur des fruits en leur occasionnant ainsi des dégâts. Les fruits infestés par les mouches des fruits peuvent présenter des traces de piqûres de ponte qui sont souvent difficiles à détecter pour des infestations récentes. Les mouches des fruits engendrent des dégâts directs qui se traduisent



par une décoloration de l'épiderme du fruit au niveau de la piqûre puis par la pourriture du fruit (Figure 8). Le développement de la population larvaire à l'intérieur du fruit le rend impropre à la consommation. En outre, l'entrée de divers pathogènes (champignons et bactéries) ou de ravageurs secondaires (*Drosophila* spp.) permise par la blessure, accentue le processus de pourriture du fruit (Jerraya 2003; Panizzi et Parra 2012). Pour *C. catovirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata* les dégâts sont généralement observés sur des fruits mûrs (Duyck *et al.* 2008; Mwatawala *et al.* 2009) alors que les jeunes stades des fruits sont les plus sensibles aux piqûres pour *N. cyaneus* (Brévault et Quilici 2000), *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* (Vayssières 1999).



**Figure 8.** Dégâts de mouche des fruits (Diptera : Tephritidae) sur *Washington navel* (a+b), *Prunus persica* (c+d), *Prunus armeniaca* (e), *Capsicum annuum* (f), *Ficus carica* (g+h+i), et *Cucumis sativus* (j). (Clichés originaux, 2015).

Les pertes économiques dues aux mouches des fruits sont assez difficiles à estimer. En Californie (USA), White et Elson-Harris (1992) estiment le coût des pertes dues aux mouches des fruits à 910 millions de dollars US et celui de la lutte à 290 millions de dollars US par an. En Tunisie, les pertes annuelles causées par *C. capitata* ont été estimées à quatre millions et demi de dollars US (Driouchi 1990). Les mouches des fruits limitent le développement de l'agriculture dans de nombreux pays. Classées comme ravageurs de quarantaine, elles constituent un facteur limitant les exportations de fruits et de légumes ou accroissant leurs coûts à l'exportation du fait des traitements de désinfection appliqués à la post-récolte. Le statut d'hôte d'une espèce fruitière revêt donc une importance économique particulière (Aluja *et al.* 2004; Aluja et Mangan 2008). La pression parasitaire très importante de cette famille exercée sur une large gamme d'hôtes à valeur commerciale, ainsi que leur distribution géographique très étendue, font de ces ravageurs les plus importants des cultures fruitières et maraîchères dans le monde.

Avec l'intensification du commerce international de produit frais, l'hétérogénéité des législations phytosanitaires nationales et internationales et le changement climatique, le risque d'introduction et de colonisation de nouveaux territoires par des espèces de cette famille par le biais de fruits contaminés, se trouve renforcé. Une détection des espèces de la famille des Tephritidae interceptées peut permettre de mettre en place des moyens de lutte et des mesures d'éradication appropriés.

## **2.5. Moyens de lutte**

La mise en place de méthodes de lutte efficaces contre les Tephritidae ravageurs des cultures s'avère difficile, différents stades du cycle biologique étant localisés dans différents micro-habitats. Les œufs et les larves se développent à l'intérieur du fruit tandis que la pupa est enfouie dans le sol : ainsi, le stade adulte reste le seul stade exposé aux insecticides utilisés en traitement aérien ou terrestre. La protection des cultures contre les mouches des fruits, qui a longtemps reposé sur une base agrochimique (Magaña *et al.* 2007; Boulahia-Kheder *et al.* 2012) est aujourd'hui à la croisée des chemins à cause des nombreux risques provoqués par ces pratiques. Il est maintenant nécessaire de développer d'autres procédés. Les méthodes de lutte n'ont généralement intégré que la lutte biologique et chimique dans une démarche curative. L'enjeu actuel serait de passer à une démarche de prévention des infestations de mouches, basée sur un fonctionnement écologique plus équilibré et durable des agrosystèmes. Cette approche s'appuie sur une gestion agro-écologique des communautés végétales (plantes

cultivées et non cultivées) et animales (insectes ravageurs, utiles, pollinisateurs) à différentes échelles (temps, espace) et de gestion élargies (Deguine *et al.* 2008). La conjonction de plusieurs moyens de lutte permet une efficacité acceptable sur les plans économique et environnemental. De plus, la mise au point de moyens de lutte comportementale (Behavioural Control) par l'élaboration de pièges olfactifs, visuels et autres, reste une priorité dans de nombreux pays du monde. Il convient également d'intégrer les méthodes de surveillance des populations, afin de permettre aux agriculteurs de savoir à quel moment il est nécessaire d'appliquer un traitement insecticide ou encore pour vérifier l'efficacité de la lutte appliquée.

### **2.5.1. Surveillance des populations**

La dynamique des populations de *C. capitata* se base sur le suivi des adultes par le biais de pièges spécifiques à raison de 1 à 2 pièges par hectare (Papadopoulos *et al.* 2001). Pour surveiller l'abondance des populations d'adultes, il existe deux types de pièges de surveillance. (i) Les pièges pour les mâles avec un attractif sexuel (ou para-phéromone) comme le trimedlure et l'huile des racines de gingembre pour diverses espèces du genre *Ceratitis* et le méthyl-eugénol ou le cue-lure pour nombreuses espèces du genre *Bactrocera* et *Dacus*. (ii) Les pièges à attractifs alimentaires à base de protéines comme le « Nulure », le « Buminal » ou la « levure de *Torula* », qui capturent essentiellement des femelles, celles-ci ayant besoin de protéines pour la maturation sexuelle et le développement des œufs (Hagen et Finney 1950; Shelly *et al.* 2014). Ces pièges à attractifs alimentaires montrent toutefois des limites quant à leur efficacité : attractivité faible, distance réduite d'attraction, durée de vie limitée au champ, contraintes d'utilisation et attraction d'espèces non-cibles (McPherson et Steck 1996; Siderhurst et Jang 2010).

### **2.5.2. Lutte intégrée**

Un programme de lutte intégrée ne vise pas l'éradication des mouches des fruits mais se repose plutôt sur une stratégie de lutte qui réduit l'ensemble de la population dans une zone de culture bien déterminée où l'espèce de mouche des fruits cause des dégâts économiques. Cette stratégie de lutte implique l'emploi combiné et judicieux de toutes les méthodes de lutte disponibles, les plus efficaces et les plus respectueuses pour l'environnement, la faune auxiliaire et l'Homme permettant de limiter le nombre d'interventions chimiques à l'indispensable (Chouibani *et al.* 2001). Par exemple des essais mis en place à Hawaïi, ont démontré que la combinaison de la technique de mâles stériles, les lâchers de parasitoïdes, et

l'utilisation d'un augmentarium (pour faciliter le développement des parasitoïdes) ont abouti à réduire 10 fois la population de *C. capitata* en seulement six mois (Wong *et al.* 1992).

### **2.5.3. Lutte prophylactique**

Cette technique consiste à rompre le cycle biologique de l'insecte en empêchant le développement des larves vers le stade adulte. Il est donc recommandé d'effectuer un travail du sol avec un labour profond pour exposer les pupes qui sont dans le sol à la forte chaleur et à l'attaque de prédateurs et de parasitoïdes.

Le ramassage des fruits tombés pouvant abriter des stades larvaires, leur destruction par enfouissement ou par incinération ainsi que l'élimination des bigarades mûres sur les bigaradiers d'ornementation, sont des mesures prophylactiques efficaces visant à briser le cycle biologique de cette espèce (Bachrouch 2003; Jerraya 2003).

Les haies de figuiers de barbarie à la périphérie des vergers fruitiers jouent le rôle de plante hôte relais pour *C. capitata* en absence d'autres espèces fruitières. Leur suppression peut diminuer considérablement la densité des populations et le nombre d'attaques des mouches des fruits. En effet, Alonso Muñoz et García Marí (2009) ont montré que le nombre total de mouches peut augmenter de 50 à 100% sur les arbres de vergers d'agrumes les plus proches des haies de figuiers de barbarie entre les mois de septembre et d'octobre. De ce fait, les associations végétales cyprès, acacias, caroubiers et tamarix sont recommandées lors de la mise en place d'un nouveau verger en remplacement des haies de figuiers de barbarie (Bachrouch 2003). La plantation de variétés à maturités non chevauchantes au sein d'un même verger diminue également l'attaque des mouches des fruits (Jerraya 2003).

### **2.5.4. Lutte par Male Annihilation Technique**

La technique de « Male Annihilation » (MAT) a été développée dans le but de réduire les populations de mâles des insectes cibles. Cette technique englobe tous les dispositifs contenant une phéromone sexuelle (para-phéromone), un insecticide et un hydrolysate des protéines (Vargas *et al.* 2015). Cette technique a montré des résultats efficaces dans la réduction des populations des Tephritidae à un niveau très faible. L'application du méthyl-eugénol en combinaison avec le Malathion dans des dispositifs à raison de 9 dispositifs/ha a assuré une réduction de 99% du niveau des populations de *Bactrocera dorsalis* (Cunningham et Suda 1986). La technique du MAT a été utilisée dans des programmes d'irradiation des

moches des fruits et elle a montré son efficacité contre *B. dorsalis* à Hawaï (Steiner et Lee 1955 ; Steiner *et al.* 1965).

#### **2.5.5. Lutte autocide**

La technique de l'insecte stérile (TIS) a été développée à la base pour lutter contre la mouche du bétail par Knippling (1955) puis plus tard contre *C. capitata* (Gilmore 1989). Le concept de la lutte autocide est basé sur la capacité d'élever, de stériliser et de relâcher un nombre suffisamment important de mâles stériles compétitifs pour submerger la population sauvage dans une région géographique selon un ratio dépendant du potentiel reproductif des espèces cibles. La forte compétition entre les deux populations devrait anéantir la population sauvage à travers la fécondation des femelles sauvages par les mâles stériles (McInnis *et al.* 1994; Hendrichs *et al.* 2002). Les techniques classiques de séparation des sexes, basées sur la présence de différences de taille ou de différences comportementales, ont été améliorées par un sexage génétique, permettant une élimination sélective des femelles précocement au cours du développement, et ainsi une efficacité et une rentabilité accrues de la TIS. *Ceratitis capitata* est l'une des premières espèces à avoir bénéficié de ce sexage à Madère, au Guatemala, et en Tunisie. Plusieurs études ont montré que, pour être efficace, la TIS doit être appliquée en combinaison avec d'autres méthodes de lutte dans le cadre d'une stratégie de lutte intégrée (Barry *et al.* 2003; Alfaro *et al.* 2010). Elle est préférentiellement utilisée sur une population de densité moyenne à faible de *C. capitata* ou encore au niveau d'une zone isolée afin d'éviter les ré-infestations (Jacas *et al.* 2010). En Tunisie, un essai de lâcher de mâles stériles a été réalisé en 2007 à Béni Khaled dans le cadre d'un projet de coopération avec l'AIEA, la FAO, le CNSTN et le Ministère de l'Agriculture, des Ressources hydrauliques et de la Pêche. Cette méthode de lutte a été appliquée pendant 2 ans sans pour autant apporter de résultats concluants, ce qui a conduit à son abandon (Cheikh *et al.* 1975).

#### **2.5.6. Lutte biologique**

Les ennemis naturels peuvent jouer un rôle essentiel dans la régulation des populations de ravageurs. La faune auxiliaire indigène n'est pas toujours suffisante pour contrôler ces ravageurs et des introductions par des lâchers de parasitoïdes peuvent aider à contrôler ceux-ci. L'ennemi naturel doit être le plus sélectif possible envers le ravageur que l'on veut combattre.

La lutte biologique contre les mouches des fruits a plus d'un siècle. Elle a commencé en 1902, lorsque le gouvernement australien a décidé d'entreprendre une campagne de lutte contre *C. capitata* (Clausen *et al.* 1965). Peu après, des programmes similaires sont lancés en Italie et à Hawaï (Funasaki *et al.* 1988). Des résultats encourageants ont été obtenus à Hawaï, notamment avec l'introduction de *Psytalia fletcheri* contre *Z. cucurbitae* (Wharton 1989). En 1945, 24 espèces de parasitoïdes ont été testées contre *B. dorsalis* à Hawaï dont cinq d'entre elles se sont établies et seulement trois (parmi elles, *Fopius arisanus* (Sonan) ont entraîné une diminution notable des populations de *B. dorsalis* et *C. capitata* (Newell et Haramoto 1968).

Certains parasitoïdes des pupes, comme *Coptera haywardi* (Ogloblin) et *Pachycrepoideus vindemiae* (Rondani) (Guillén *et al.* 2002) pourraient être des compléments utiles aux programmes de contrôle des Tephritidae en s'attaquant aux individus qui ont échappé au parasitisme au stade larvaire (Menezes *et al.* 1998).

De nombreuses études indiquent, également, le potentiel des champignons entomopathogènes pour le contrôle des Tephritidae (Castillo *et al.* 2000; Sookar *et al.* 2008). Des isolats de champignons appartenant aux genres *Aspergillus*, *Beauveria* et *Metarhizium* ont été testés au laboratoire et au champ contre plusieurs espèces de la famille des Tephritidae. Ceux-ci peuvent affecter négativement les populations adultes de *C. capitata*, *C. rosa*, *C. fasciventris* (Ekesi 2010) et *Z. cucurbitae* (Yang *et al.* 2015).

Les Tephritidae passant une partie de leur cycle biologique dans le sol peuvent être la cible de nématodes entomopathogènes. L'ensemble des espèces de nématodes appartenant aux genres *Heterorhabditis* et *Steinernema* s'est montré efficace dans des essais au laboratoire (Lindegren et Vail 1986; Toledo *et al.* 2006) et dans les vergers contre les Tephritidae (Kamali *et al.* 2013).

### **2.5.7. Lutte chimique**

Les premières campagnes de lutte chimique contre les mouches des fruits ont commencé au début du 20<sup>ième</sup> siècle avec l'utilisation d'insecticides inorganiques comme l'arséniate de plomb et le fluorosilicate de sodium. Depuis la fin de la deuxième guerre mondiale, les agriculteurs se sont tournés massivement vers les pesticides comme moyen de lutte contre les arthropodes ravageurs. Le DDT était le produit le plus utilisé entre 1945 et 1965 (Metcalf et Luckmann 1994). Les consommateurs attachaient une grande importance à l'apparence des fruits et les produits agricoles devaient être exempts de dommages causés par les insectes, par

les maladies ou par des désordres physiques. Les produits chimiques comme les organophosphorés ont remplacé le DDT au début des années 50. Ils ont été largement utilisés et ont permis de diminuer les populations de Tephritidae et leurs dommages associés. Cependant, l'utilisation abusive des produits chimiques à des concentrations de plus en plus fortes a conduit à plusieurs désastres écologiques qualifiés par Roy *et al.* (2002) par l'effet des 4R pour résistance, rémanence, résurgence et rupture des chaînes trophiques.

De nos jours, la lutte chimique couramment utilisée contre les Tephritidae, repose sur l'utilisation de pulvérisations d'appâts (traitements par tâches ou bait sprays) pendant la phase de sensibilité du fruit (Hafsi *et al.* 2015a). Ce traitement consiste à l'application d'un insecticide de contact, appartenant généralement à l'une des familles des organophosphorés, carbamates ou pyrethroides, associé à un hydrolysate de protéines qui attire et tue les mouches femelles directement par contact ou inhalation (McPhail 1939; Steiner 1952). En Tunisie, ce type de traitement est réalisé par un traitement aérien ou terrestre à bas volume en utilisant une part de Malathion pour 4 parts d'hydrolysate de protéines avec un volume total de 1.5 l/ha (Yana et Stancic 1967; Gahbiche 1993).

Cette protection utilisant les traitements par tâches montre ses limites tant par une efficacité insuffisante sur les ravageurs que par les lourdes conséquences sanitaires, environnementales et économiques qu'elle entraîne. En effet, une résistance au Malathion a été rapportée pour de nombreux insectes, y compris certaines espèces de la famille des Tephritidae comme *C. capitata* en Espagne (Magaña *et al.* 2007). Ces insecticides ont montré des impacts négatifs sur les insectes bénéfiques (Michaud 2003; Michaud et Grant 2003) et peuvent entraîner la prolifération de ravageurs secondaires (Gerson et Cohen 1989). En outre, il est à signaler que l'application de la directive européenne (91/414) du 15 juillet 1991 concernant la commercialisation des pesticides annonce le retrait de nombreuses matières actives comme le Malathion en 2008. En conséquence, l'utilisation du Malathion a été progressivement remplacé par des insecticides plus respectueux pour l'environnement tels que le Spinosad (Chueca *et al.* 2007). Cet insecticide a un meilleur profil environnemental et il est considéré comme faiblement toxique pour les ennemis naturels par rapport au Malathion (Williams *et al.* 2003; Urbaneja *et al.* 2009). Par ailleurs, le Spinosad a montré son efficacité contre *C. capitata* (Hafsi *et al.* 2015a). D'autres substances chimiques sont actuellement autorisées contre *C. capitata* telles que le chlorpyrifos-méthyl, la deltaméthrine, l'etofenprox, la lambda-cyhalothrine, la cyperméthrine, le flucythrinate et le phosmet. Des régulateurs de croissance peuvent également être utilisés comme des agents chimiostérilisants

(Alfaro *et al.* 2010). Ce sont des insecticides qui agissent en interférant avec les cibles hormonales et la biosynthèse des téguments. C'est le cas du Lufenuron, un inhibiteur de synthèse de la chitine, qui a fait l'objet de plusieurs études concernant la lutte contre *C. capitata* (Navarro-Llopis *et al.* 2004; Chang *et al.* 2012). Des essais ont été conduits en Tunisie par Bachrouch (2003) appliquant la chémostérilisation dans le cadre d'un programme de lutte intégrée. Les résultats obtenus ont montré une diminution de 79% de la population des mâles de *C. capitata* ainsi qu'une réduction au niveau des dégâts sur fruits.

### **3. Attract-and-kill comme une méthode de lutte novatrice contre *C. capitata* (Diptera : Tephritidae)**

La technique attract-and-kill englobe tous les systèmes qui attirent les insectes cibles à une toxine. Il existe deux différents systèmes de dispositifs associés à ce terme, le piégeage de masse et le bait station. La principale différence entre eux est que le piégeage de masse se réfère à un type de piège, conserve la mouche cible capturée, alors que le bait station se réfère uniquement à des dispositifs qui attirent la mouche cible à la toxine sans la conserver (El Sayed *et al.* 2009). Les bait stations sont aussi connus dans la littérature sous le nom de « lure and kill ».

#### **3.1. Piégeage de masse**

Le piégeage de masse a été développé dans le but de prévenir les dégâts sur les fruits consommés localement ou destinés à l'exportation en capturant une importante proportion de la population des mouches avant l'alimentation, l'accouplement et la ponte des femelles. Le succès de ce procédé nécessite la combinaison d'un piège très efficace et un attractif très sélectif (Koul *et al.* 2004).

L'ensemble des stimuli visuels et olfactifs sont utilisés pour développer différents types de pièges (Epsky et Heath 1998). Les propriétés telles que la teinte (longueur d'onde dominante de la lumière réfléchie), la saturation (pureté spectrale de la lumière réfléchie) et la clarté (intensité de la lumière réfléchie) peuvent intervenir dans le choix de la femelle (Epsky et Heath 1998). Des panneaux jaunes, ainsi que des sphères de couleurs rouges et jaunes de différentes tailles, se sont révélés être très attractifs pour *Rhagoletis cerasi*. Un piège de couleur jaune a été développé par Remund et Boller (1983) et il a été montré efficace contre



cette espèce de Tephritidae. Il est toujours utilisé dans la surveillance et la lutte contre *R. cerasi*.

Les attractifs (naturels, synthétiques, liquides ou secs) couramment utilisés visent principalement les femelles de l'insecte cible et sont basés essentiellement sur un attractif alimentaire (protéines) ou olfactif contenant l'odeur de l'hôte (Allwood *et al.* 2002). Historiquement, les attractifs liquides à base de protéines ont été utilisés pour capturer les deux sexes (femelles et mâles) d'une large gamme d'espèces de mouches des fruits mais ils capturent également un grand nombre d'insectes non cible (Heath *et al.* 1995; Koul *et al.* 2004). Plusieurs attractifs alimentaires synthétiques ont été développés en utilisant l'ammoniac et ses dérivés dans le but de résoudre le problème des insectes non cibles qui sont capturés dans les pièges. Par exemple, un attractif alimentaire (appât) constitué de l'acétate d'ammonium et de putrescine est largement utilisé pour capturer différentes espèces du genre *Anastrepha* et en ajoutant le triméthylamine à cette formulation pour capturer les femelles de *C. capitata* (Heath *et al.* 2004).

En Tunisie, différentes expérimentations ont été mises en place pour lutter contre *C. capitata* dans les vergers d'agrumes. Un premier essai a été réalisé durant la campagne 2006, il consistait à installer un réseau de piégeage à la densité de 20 pièges/ha. Des pièges McPhail en plastique à fond jaune appâtés de DAP dilué à raison de 30g/l d'eau (renouvelé de manière hebdomadaire) ont été utilisés dans plusieurs vergers d'agrumes situés dans une zone relativement isolée de la région de Takelssa (Cap Bon). Ces travaux ont montré que le piégeage de masse a pu protéger de manière satisfaisante les clémentines mais pas assez les oranges « Thomson navel » (Boulahia-Kheder *et al.* 2010).

Le deuxième essai a été réalisé par Mediouni *et al.* (2010) dans le Nord de la Tunisie pour évaluer la technique de piégeage de masse moyennant l'attractif alimentaire des femelles de *C. capitata* «Tripack», composé par 50 mg d'acétate d'ammonium, de putrescine et de 2.5 mg de triméthylamine, comme alternative à la lutte chimique avec la pulvérisation du Malathion dans les vergers de mandarines et d'oranges « Thomson navel ». Les résultats de cette étude ont montré que le Tripack pourrait être utilisé efficacement dans des programmes de lutte contre *C. capitata*.

Un troisième essai a été réalisé en 2010 et 2011 pour tester l'efficacité des pièges « Ceratrap » et « Tripack » dans la capture de masse de *C. capitata*, appuyés ou non par des traitements aériens et/ou terrestres à base de spinosad ou de malathion dans différents vergers agrumicoles situés dans trois régions de Tunisie: Chott- Mariem, Mornag et Takelssa. Les

résultats ont montré que ces deux pièges sont efficaces pour maintenir le niveau de la population adulte de *C. capitata* à un niveau faible (au-dessous du seuil économique) et dans la réduction du taux d'infestation des fruits de « Maltaise » et de « Thomson navel » à un niveau acceptable par les agriculteurs sous différents modes de conduite ; biologique, conventionnel et IPM. Également, cette étude a montré la sélectivité de ces pièges vers la faune auxiliaire utile et les insectes non cibles (Hafsi *et al.* 2015b).

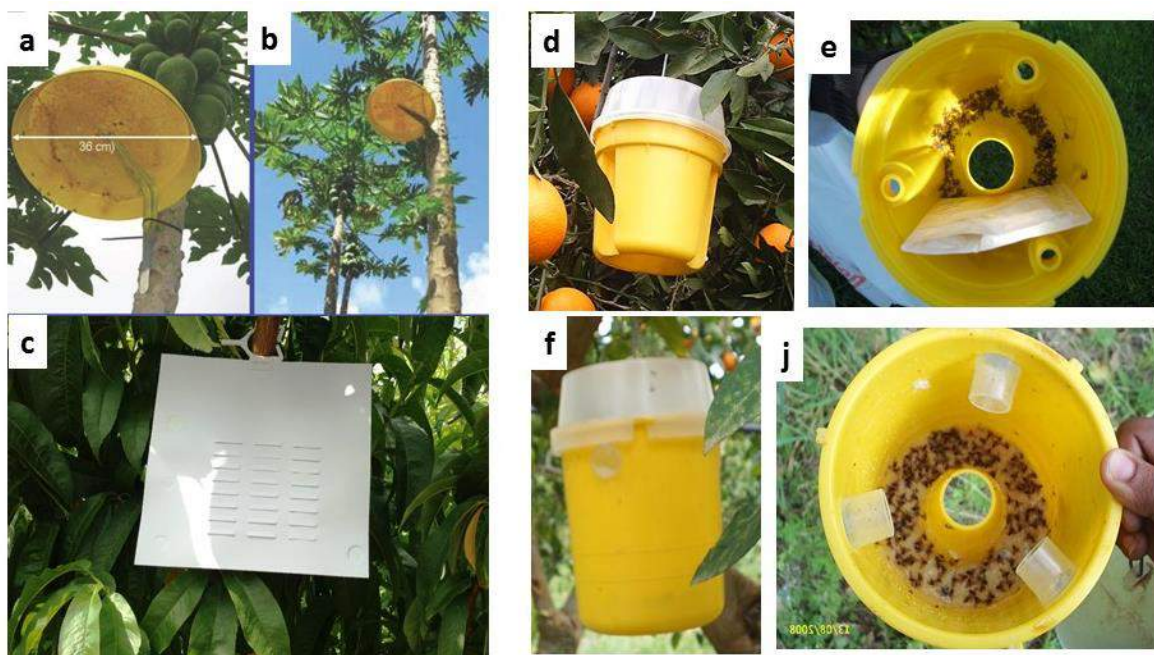
L'efficacité de la technique de piégeage de masse est plus importante si la densité de la population de l'insecte cible est faible et si cette technique est appliquée dans une région où la migration de l'insecte vers la zone traitée est limitée (Barclay et Li 1991; El-Sayed *et al.* 2006). La saturation rapide des pièges avec les adultes de l'insecte cible dans les zones à forte densité de populations représente la cause principale de l'échec de cette technique (De Meyer 2013).

Les coûts liés à un nombre important de pièges, les dépenses pour le matériel et la main d'œuvre représentent les limites majeures de cette technique. Le choix de la densité des pièges est basé à la fois sur des considérations économiques et sur l'attractivité de l'appât (Lanier 1990). Pour la plupart des pièges testés, une densité de 50 pièges/ha est suffisante pour assurer une protection des fruits dans des régions isolées à faible densité de population (Miranda *et al.* 2001; Navarro-Llopis *et al.* 2008).

### **3.2. Bait station**

Comme technique de lutte, le bait station est similaire au piégeage de masse du fait que c'est un système composé par un mélange d'un attractif alimentaire et d'un insecticide appliqué dans des dispositifs accrochés dans les plantes hôtes. La différence principale entre ces deux approches est que la technique de bait station repose sur la substance toxique plutôt qu'un piège pour éliminer les adultes de l'insecte cible (Figure 9) (Koul *et al.* 2004; El-Sayed *et al.* 2006).

L'absence de pièges, et du coût associé, ainsi que l'absence de problème lié à la saturation des pièges avec les différents insectes piégés font que le traitement par le bait station est préféré dans des situations de forte densité de l'insecte cible (De Meyer 2013). Un autre avantage du bait station est que les mouches n'ont pas besoin d'entrer dans le piège pour être affectées par l'effet nocif des insecticides additionnés à la formulation de l'attractif mais il suffit d'être en contact avec le dispositif pour qu'elles deviennent affectées par l'insecticide.



**Figure 9.** Technique d'attract-and-kill avec leur deux systèmes ; le piégeage de masse (a-c) (Piñero *et al.* 2010) et le bait station (d-j) (Clichés originaux 2015).

La technique de bait station a été testée contre plusieurs espèces de Tephritidae comme *B. zonata* dans des vergers de mangue (Temerak *et al.* 2012) et *C. capitata* dans des vergers d'agrumes (Navarro-Llopis *et al.* 2013). Différents dispositifs du système bait stations ont été testés dans plusieurs pays comme le Magnet-Med et le prototype L&K en Espagne (Navarro-Llopis *et al.* 2013; Navarro-Llopis *et al.* 2015) pour lutter contre différentes familles d'insectes comme les Lepidoptera (Mansour 2010; Kroschel et Zegarra 2013) et les Tephritidae (Martinez-Ferrer *et al.* 2012).

En Tunisie, le bait station a été testé pour la première fois dans les vergers de pêcher précoce avec le dispositif Ceranock dans une étude comparative avec le piégeage de masse. Les résultats obtenus ont montré que les dispositifs Ceranock de bait station sont plus efficaces que le piégeage de masse dans la réduction du niveau de la population imaginale de *C. capitata* et du taux de fruits piqués (Bouagga *et al.* 2014).

## 4. Relations insectes-plantes

### 4.1. Concept de la niche écologique : Niche fondamentale et niche réalisée

Le terme de niche écologique apparaît pour la première fois par Grinnell (1917) pour décrire l'ensemble des conditions environnementales en dehors desquelles aucune population viable de l'espèce ne peut se développer. Elton (1927) définit la niche écologique comme la place que l'espèce occupe dans son environnement, c'est-à-dire qu'elle précise le « rôle » de l'espèce au sein de l'écosystème. Hutchinson (1957) donne à la niche écologique d'une espèce une définition plus précise qui est encore utilisée de nos jours en Ecologie: c'est un hypervolume à  $n$  dimensions dont les axes sont constitués par les variables spatiales, temporelles, les conditions environnementales ou les ressources (Hutchinson 1957; Begon *et al.* 2006). Hutchinson (1957) introduit également les concepts de niche fondamentale et de niche réalisée pour décrire l'impact d'une espèce sur son environnement. La niche fondamentale réunit tous les ressources et les paramètres environnementaux au sein desquels une espèce est capable de persister en absence de compétiteurs, alors que la niche réalisée est réduite à l'espace qu'elle est contrainte d'occuper, du fait des compétitions avec les autres espèces effectivement présentes dans un espace donné.

Par définition, la niche réalisée d'une espèce, devrait être plus petite que sa niche fondamentale (Pulliam 2000) et l'amplitude de la différence dépend d'une variété de facteurs. Les contraintes historiques (phylogénétiques), environnementales et géographiques peuvent empêcher une espèce d'occuper la totalité de sa niche fondamentale (Beaumont *et al.* 2009; Rasmann *et al.* 2014; Zhu *et al.* 2015). Les interactions biotiques comme la compétition ou la prédation peuvent aussi limiter la niche réalisée (MacArthur 1958; Paine 1966; Janzen 1970; Tilman 1994). Étudier la niche fondamentale d'une espèce apporte des informations sur ce que peut être sa niche réalisée dans un autre environnement (Vazquez 2006). Le problème est particulièrement important dans le contexte des invasions biologiques où les espèces exotiques sont déplacées physiquement vers un nouvel environnement. Les connaissances sur la répartition actuelle d'une espèce se révèlent donc insuffisantes pour prédire les zones potentiellement envahies (Wharton et Kriticos 2004) et une bonne connaissance de la niche fondamentale des espèces envahissantes est donc importante.

Les insectes phytophages comptent de nombreuses espèces envahissantes associées à des impacts écologiques et socio-économiques considérables (Kenis *et al.* 2008). Pour ces espèces, anticiper les changements de la niche par rapport au déplacement géographique

(immigration, invasion) ou le changement climatique est une préoccupation majeure. Pour les insectes phytophages, les plantes hôtes constituent la plus grande dimension de la niche qu'ils occupent (Schoener 1974b; Schoener 1974a).

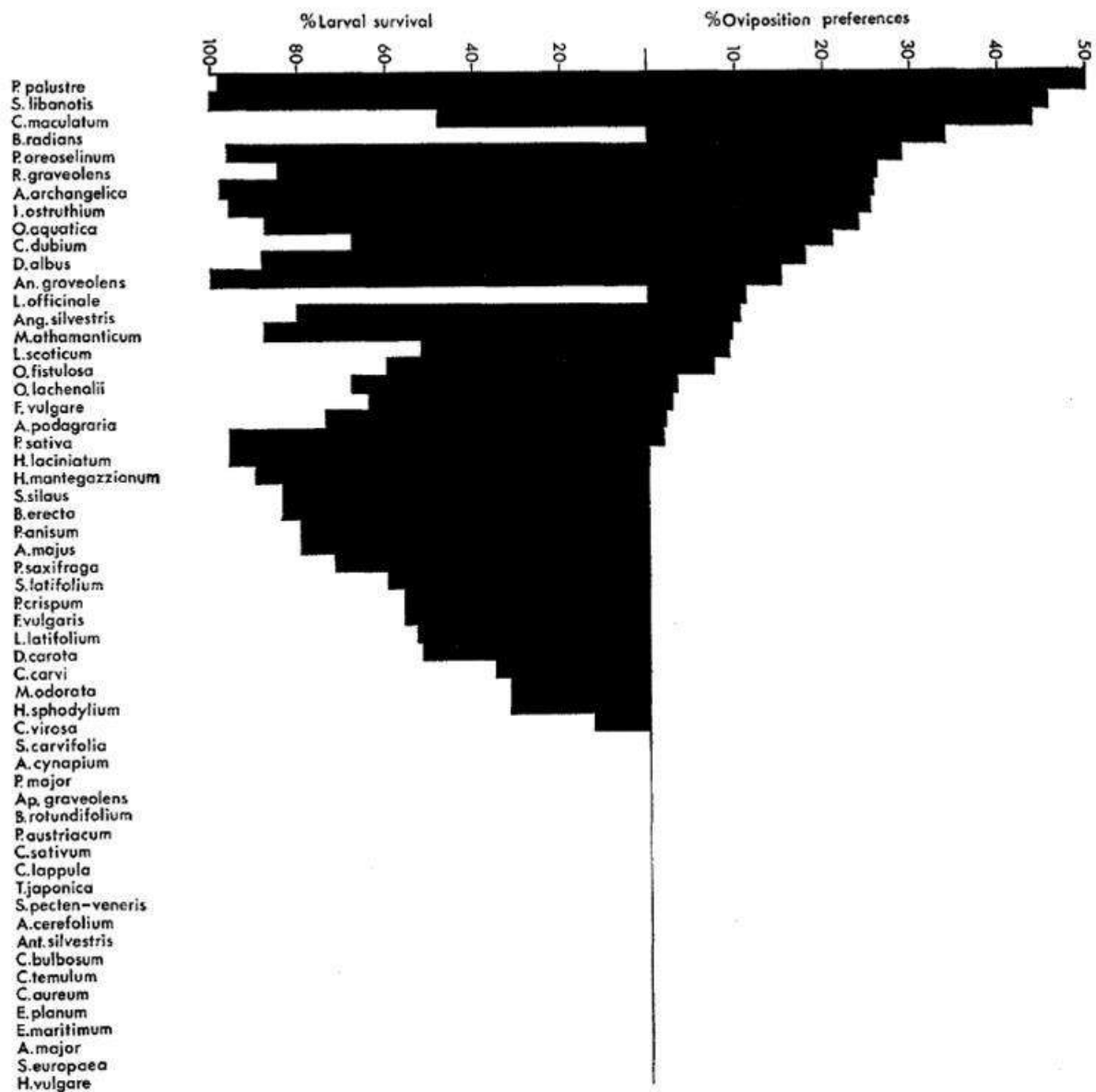
Selon la taille de sa gamme de plantes hôtes, chaque espèce peut être placée le long d'un continuum allant d'une espèce dite « généraliste » qualifiée par une niche alimentaire large jusqu'à une espèce dite « spécialiste » ayant une niche alimentaire beaucoup plus étroite (Fox et Morrow 1981). Ces insectes phytophages spécialistes et généralistes cohabitent dans les mêmes communautés dans la nature (Braga et Diniz 2015) occupant ainsi chacun une partie de sa gamme de plantes hôtes fondamentales (Colwell et Fuentes 1975). Chez les insectes phytophages, les différences entre la niche fondamentale et la niche réalisée ont été mises en évidence à la fois par des études de modélisation de niche, en utilisant l'ensemble des localités de la répartition de l'espèce pour élaborer la prédiction de niche (Wharton et Kriticos 2004) et des études empiriques, en comparant les performances de laboratoire aux observations sur terrain (Smith *et al.* 2006; Watson *et al.* 2009).

#### **4.2. Spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages**

La coévolution des insectes et des différents groupes de plantes varie considérablement d'un groupe d'insectes à un autre. Les insectes phytophages sont classés selon un continuum allant de strictement monophages, capables de se développer sur une seule plante hôte, à extrêmement polyphages, capables de se développer sur des centaines d'espèces de plantes appartenant à différentes familles (Jermy 1984). La majorité des insectes phytophages sont très spécialistes se nourrissant sur une petite fraction de plantes par rapport à l'ensemble des plantes disponibles dans l'habitat. La spécialisation d'hôte est considérée comme la principale explication de la grande diversité des insectes phytophages (Futuyma et Moreno 1988; Jaenike 1990; Schoonhoven *et al.* 1998).

La spécialisation d'hôte chez les insectes phytophages est déterminée par la capacité des femelles à détecter les plantes hôtes, la physiologie des larves et la présence des ennemis naturels (Jaenike 1990; Ravigné *et al.* 2009). La préférence des femelles et la performance larvaire représentent les deux éléments majeurs de l'évolution de l'interaction insecte-plante déterminant la largeur de la gamme de plantes hôtes (Craig et Itami 2008). Ainsi, la stratégie optimale de recherche de nourriture (Hassell et Southwood 1978; Scheirs et De Bruyn 2002) et la relation préférence-performance (Thompson 1988; Gripenberg *et al.* 2010) supposent que les femelles choisissent les meilleures plantes hôtes pour leur progéniture, puisque les

femelles sont supposées pondre dans des plantes hôtes de bonne qualité afin de maximiser leur *fitness*. Si les avantages nutritionnels sont les facteurs majeurs pour guider la préférence des femelles pour la ponte, on peut s'attendre à ce que les insectes phytophages choisissent toujours les plantes hôtes de meilleures sources nutritives pour le développement de leur progéniture (Keeler et Chew 2008). Bien qu'on s'attende intuitivement à une corrélation étroite entre les préférences des femelles et les performances larvaires, plusieurs études ont montré l'absence de cette relation chez divers groupes d'insectes (Thompson 1988; Price 1994; Mayhew 1997; Gripenberg *et al.* 2010). Une bonne plante hôte pour les larves n'est pas nécessairement une bonne plante hôte pour les femelles. Il est généralement admis que les larves ont une gamme de plantes hôtes plus large que la gamme des plantes hôtes déterminée par les femelles pendant la ponte (Thompson 1988; Price 1994; Mayhew 1997). Par exemple, Wiklund (1975) a montré que chez *Papilio machaon* les femelles utilisent une gamme d'hôtes plus étroite que la gamme d'hôtes utilisée par les larves. En d'autres termes, la gamme de plantes hôtes potentielle définie par les performances larvaires est plus large que la gamme de plantes hôtes observée réellement sur terrain (définie à la fois par les préférences des femelles et les performances des larves) (Figure10).



**Figure 10.** Relation entre préférence et performance chez *Papilio machaon* : la gamme de plantes hôtes utilisée par les larves est plus large que la gamme de plantes hôtes utilisée par les femelles adultes pour la ponte (Wiklund 1975).

En général, la plasticité du comportement des femelles est évolutivement instable en comparaison de la plasticité morphologique ou physiologique des larves (West-Eberhard 1989). Ainsi, la hiérarchie des préférences larvaires est plus conservée que la hiérarchie de préférence des femelles (Wasserman et Futuyma 1981).

La spécialisation chez les insectes phytophages peut être expliquée par l'hypothèse de *trade-off* où les traits menant à une amélioration de la *fitness* pour une plante hôte entraînent une perte d'une partie de la *fitness* dans une autre. Le *trade-off* implique la présence d'une interaction fonctionnelle négative entre les traits d'histoire de vie (Stearns 1989; Zera et Harshman 2001). Une *fitness* élevée sur les plantes utilisées par une grande fraction de la population crée une sélection pour un choix de ces plantes hôtes. Le *trade-off* dans les performances observées sur différents hôtes favorise l'évolution de la spécialisation d'hôte en empêchant les populations d'accueillir de nouvelles espèces de plantes hôtes et ainsi le déplacement de la niche alimentaire (Joshi et Thompson 1995). En conséquence, l'hypothèse « *jack of all trades is master of none* » implique que les généralistes sont moins performants que les spécialistes sur les plantes hôtes qu'ils partagent (MacArthur 1972; Futuyma et Moreno 1988; Thompson 1994), expliquant ainsi la prévalence des spécialistes sur leurs plantes hôtes (McPeck 1996; Ravigné *et al.* 2009).

#### **4.3. Spécialisation larvaire**

Les insectes phytophages sont susceptibles de rencontrer un large éventail de plantes hôtes dont la qualité nutritive apparaît comme déterminante dans la stratégie d'exploitation de cette ressource et un bon prédicteur de la *fitness* de sa progéniture (Awmack et Leather 2002). Le développement d'un insecte phytophage sur une plante hôte de moindre qualité nutritive affecte négativement sa survie (Kaspi *et al.* 2002; Di Giulio et Edwards 2003), sa taille adulte et sa fécondité (Awmack et Leather 2002; Moreau *et al.* 2006) et peut induire en même temps un affaiblissement du système immunitaire des larves face aux métabolites secondaires des plantes (Triggs et Knell 2012). Ainsi, le potentiel reproductif du phytophage et plus globalement la taille de la population sont tributaires de la qualité de la plante hôte. Divers éléments nutritifs dans les plantes hôtes affectent les traits d'histoire de vie des larves phytophages (Scriber et Slansky 1981; Bernays et Chapman 1994). Les carbohydrates et les lipides, en particulier, affectent la performance larvaire, tandis que les composés minéraux peuvent être plus cruciaux pour la fécondité des adultes (Awmack et Leather 2002).



Les métabolites secondaires et les composés dégagés par la plante lors de sa réaction de défense, comme la présence d'alcaloïdes ou de glycosides chez certaines espèces de plantes, peuvent également influencer les performances des larves phytophages (Chapman 1974; Awmack et Leather 2002; Chapman 2009). Certaines études ont montré que les insectes phytophages spécialistes sont moins influencés par les éléments toxiques des plantes en comparaison des généralistes (Whittaker et Feeny 1971). En plus d'être moins influencés par des traits particuliers de la défense de la plante, certains insectes phytophages spécialistes ont même développé la capacité à utiliser ces mêmes éléments comme protection contre les prédateurs et les parasitoïdes (Ali et Agrawal 2012). Généralement, les plantes proches phylogénétiquement partagent des similarités dans de nombreux traits hérités d'ancêtres communs comme la teneur en éléments nutritifs, les toxines et les métabolites secondaires (Nosil 2002; Morse et Farrell 2005; Kamilar et Cooper 2013).

## **Partie 2 :**

Gestion des populations de la mouche méditerranéenne  
des fruits *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) par la  
technique attract-and-kill dans différentes cultures  
fruitières en Tunisie

## **Chapitre 1 : Détection précoce des mâles de *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) : performance du trimedlure par rapport à l'huile de gingembre**

Une surveillance efficace du ravageur dans le verger représente la clé de la réussite de ces différentes stratégies de lutte. Une détection précoce est nécessaire pour empêcher l'établissement de l'insecte dans le verger et pour éviter l'application de traitements inutiles. Depuis les années 60, le trimedlure est la principale para-phéromone utilisée pour attirer les mâles de *C. capitata* à des fins de surveillance ou de détection (Beroza *et al.* 1961). Les huiles essentielles de certaines espèces de plantes peuvent également agir comme des attractifs pour les Tephritidae. Alpha-copaène est l'un des composants les plus attractants pour les mâles de *C. capitata* (Fornasiero *et al.* 1969) qui a été remplacé ensuite par l'huile de gingembre comme alternative en raison de son coût d'extraction très élevé. Certains attractifs commerciaux à base d'huile de gingembre ont été appelés « Enriched Ginger Oil » (EGO) pour faire référence à l'importance de la quantité d'alpha-copaène présente dans la formulation (Shelly et Pahio 2002). Les résultats rapportés sur l'efficacité de l'huile de gingembre (EGO) dans la capture des mâles de *C. capitata* sont cependant contradictoires : Cunningham (1989) a montré que l'alpha-copaène est 2 à 5 fois plus efficace que le trimedlure, Shelly et Pahio (2002) ont montré que le trimedlure est beaucoup plus attractif que l'huile de gingembre alors que Mwatawala *et al.* (2013) ont montré que l'huile de gingembre et le trimedlure ont une efficacité presque similaire.

Dans cette optique, nous essaierons, à travers ce chapitre, de vérifier l'attractivité de l'huile de gingembre et du trimedlure pour la surveillance et la détection précoce des mâles de *C. capitata*.

### **1. Matériel et méthodes**

#### **1.1. Para-phéromones**

Cette étude vise à tester l'attractivité de deux types de para-phéromone commercialisés pour la surveillance de *C. capitata*. Le premier est le trimedlure (TML) fourni à notre laboratoire par le Ministère de l'agriculture, des ressources hydrauliques et de la pêche (Tunisie), il est utilisé à la dose de 2g/piège. Le deuxième est l'« Enriched ginger root oil » (EGRO) fourni à notre laboratoire par S. Quilici (CIRAD, Ile de La Réunion). Il est commercialisé sous forme de capsules contenant chacune 2 ml de la solution liquide de EGRO. La concentration d' $\alpha$ -

copaène est de l'ordre de 8% dans les capsules à ERGO qui est la même concentration testé par Shelly et Pahio (2002) et Shelly (2013).

## 1.2. Vergers expérimentaux

Ce travail a été effectué dans les zones agrumicoles de Nianou et Zaouit-Djedidi situées dans le gouvernorat de Nabeul (Nord-Est de la Tunisie) (Figure 11). Le gouvernorat de Nabeul est caractérisé par un climat méditerranéen littoral avec des étés chauds et secs et des hivers doux et humides. La température dans cette zone généralement marquée par une alternance de deux saisons : l'hiver qui se caractérise par des températures douces avec une moyenne voisine de 12°C, et l'été qui est caractérisé par de fortes chaleurs. La température minimale durant la période d'étude oscillait entre 21°C en septembre et 10°C en décembre.

Dans chaque zone expérimentale, deux vergers commerciaux d'agrumes ont été choisis couvrant chacun 2 ha de superficie. Chaque verger expérimental est occupé par 5 pièges Mc-Phail appâtés par le trimedlure ou bien par EGRO. Les pièges ont été installés le 11 septembre 2011 du côté Sud-Est des arbres de la variété « Maltaise » à une hauteur de 1.5 m et ont fait l'objet d'observations hebdomadaires jusqu'au début de la récolte, soit une période d'étude de 15 semaines. Le suivi consiste à un dénombrement des mâles et des femelles de *C. capitata* capturés dans les pièges à trimedlure ou bien à EGRO.



**Figure 11.** Position géographique de la zone expérimentale dans la région du Nabeul (Google earth 2016).

## 2. Analyses statistique

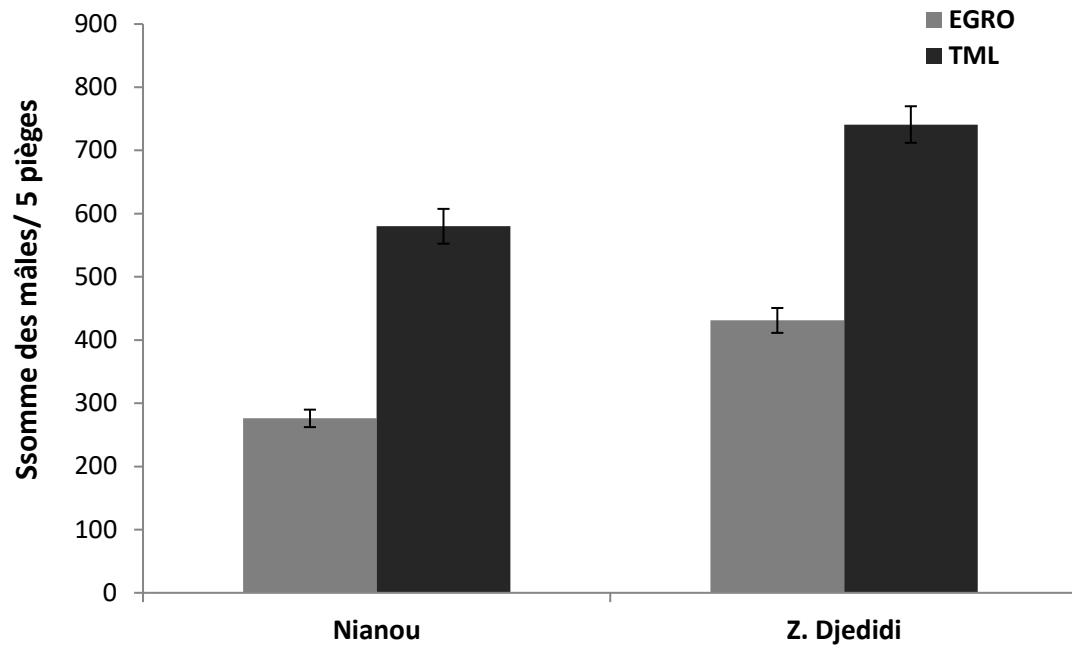
La population de *C. capitata* capturée dans les pièges Mc-Phail a été analysée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec loi de Poisson (Log link) en fonction du traitement (TML et EGRO), de la date et de l'interaction entre le traitement et la date. Ensuite, nous avons comparé la courbe de l'évolution des captures des mâles en fonction du temps en calculant l'aire sous la courbe (équivalent à l'AUDCP, *area under the disease progression curve*) pour chaque traitement qui est par la suite analysé avec l'analyse de la variance (ANOVA).

## 3. Résultats

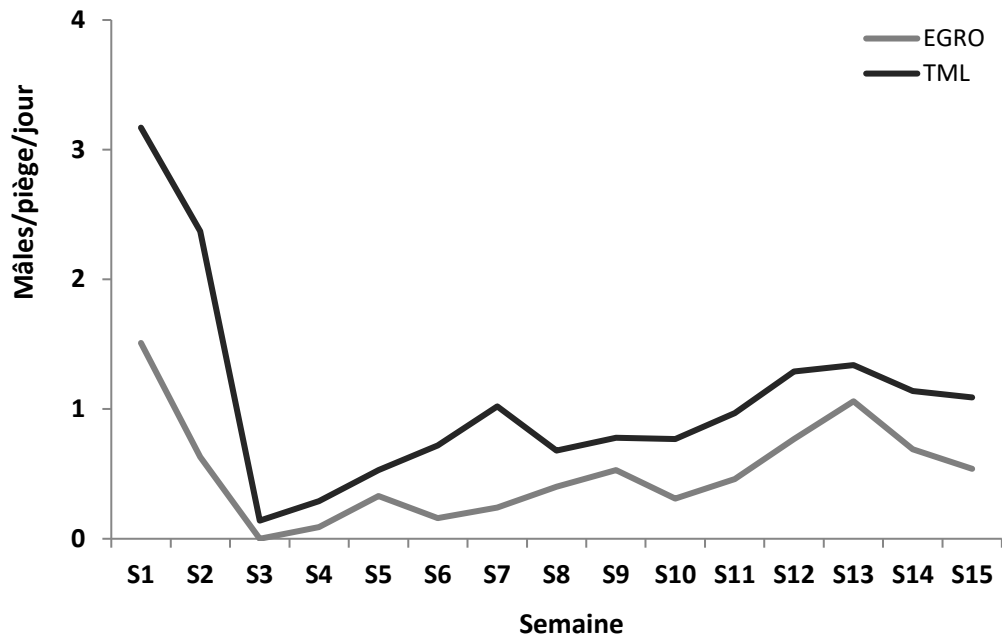
Au niveau des deux zones expérimentales, les deux para-phéromones ont montré une grande attractivité pour les mâles de *C. capitata* alors qu'aucune femelle n'a été détectée dans les pièges appâtés par le trimedlure ou par l'huile de gingembre. Le nombre de mâles de *C. capitata* capturés dans les pièges Mc-Phail était significativement différent ( $P < 0.001$ ) entre le trimedlure et l'huile de gingembre (Figure 12). L'effectif des mâles capturés était plus important dans les pièges Mc-Phail appâtés par le trimedlure que par l'huile de gingembre tout en enregistrant respectivement une somme de l'ordre de 741 et 431 mâles dans la zone expérimentale de Zaouit-Djedidi et de l'ordre de 580 et 276 mâles dans la zone expérimentale de Nianou.

Dans la zone expérimentale de Nianou (Figure 13), le nombre de mâles capturés était significativement différent entre les dates ( $P < 0.001$ ) et il était statistiquement plus élevé dans les pièges appâtés par le trimedlure que par l'huile de gingembre durant les 15 semaines de suivi. La moyenne la plus importante de mâles capturés dans les deux types de para-phéromone a été enregistrée durant la première semaine (S1).

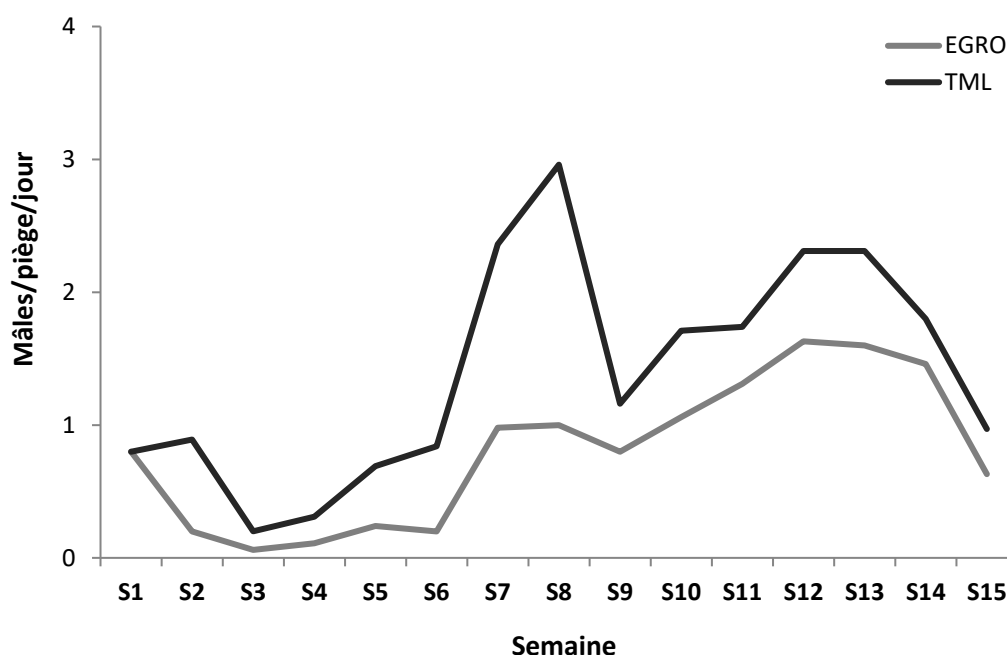
Dans la zone expérimentale de Zaouite-Djedidi (Figure 14), l'abondance des mâles dans les pièges était significativement différente entre les dates ( $P < 0.001$ ) et elle est restée significativement plus importante dans les pièges appâtés par la para-phéromone trimedlure que par l'huile de gingembre. Le niveau de captures le plus important a été enregistré quand les capsules imbibées par la para-phéromone sont âgées de 8 à 13 semaines après installation des capsules.



**Figure 12.** Nombre cumulé de mâles de *C. capitata* (Somme) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans les zones expérimentales de Nianou et Zawit-Djedidi durant la période de suivi. EGRO : huile de gingembre, TML : trimedlure.



**Figure 13.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne par jour) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans la zone expérimentale de Nianou. EGRO : huile de gingembre, TML : trimedlure.



**Figure 14.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne par jour) capturés dans les pièges Mc-Phail dans les vergers d'agrumes dans la zone expérimentale de Zaouit-Djedidi. EGRO : huile de gingembre, TML : trimedlure.

#### 4. Discussion

Les femelles de *C. capitata* sont capables de déposer des centaines d'œufs durant toute leur vie dans une large gamme de plantes hôtes. Compte tenu de ce taux élevé de croissance intrinsèque de la population, la détection précoce de ce ravageur est un élément important pour implémenter les mesures de contrôle et même d'éradication quand le niveau de la population est encore faible (Shelly et Pahio 2002). Le trimedlure est une para-phéromone utilisée depuis les années 60 jusqu'à nos jours pour détecter et surveiller les populations de *C. capitata* (Beroza *et al.* 1961). Les mâles de ce ravageur sont également attirés par l' $\alpha$ -copaène, composant principal de l'huile des racines de gingembre. Un essai comparatif a été mené durant cette étude pour déterminer le pouvoir attractif de ces deux composés en Tunisie. Les résultats ont montré que dans les deux zones expérimentales, les pièges Mc-Phail® appâtés par le trimedlure se sont avérés plus attractifs pour les mâles de *C. capitata* que les pièges Mc-Phail® appâtés par l'huile de gingembre durant les 15 semaines d'observations. L'efficacité de la para-phéromone trimedlure dans la capture des mâles de *C. capitata* a été montrée depuis les années 60 (Beroza *et al.* 1961). Des études récentes ont montré des résultats similaires suggérant une meilleure efficacité du trimedlure en

comparaison avec l'huile de gingembre en utilisant les mêmes concentrations de l'huile de gingembre (Shelly et Pahio 2002; Shelly 2013). Mwatawala *et al.* (2013) ont utilisé une concentration plus élevée de « EGRO » dans leurs expérimentations et les résultats ont montré que ces deux para-phéromones ont la même efficacité dans la capture des mâles de *C. capitata* alors que l'huile de gingembre est plus efficace dans la capture des mâles de *C. rosa*.

Il semble que l'attractivité de ces deux para-phéromones et par conséquent l'effectif des mâles de *C. capitata* capturés dans les pièges Mc-Phail® n'a pas été influencée par l'âge des capsules. Dès la première semaine, le trimedlure a capturé plus de mâles de *C. capitata* que l'huile de gingembre et la différence entre les niveaux de captures dans les deux para-phéromones est restée presque identique jusqu'à la dernière semaine d'observation. Shelly et Pahio (2002) ont montré que l'huile de gingembre perd son efficacité avec l'âge (à partir de 3 semaines après son installation) alors que le trimedlure capture le même nombre de mâles durant 8 semaines suite à sa mise en place dans le verger. D'autres études ont montré que le trimedlure n'est pas capable de maintenir une attractivité élevée envers les mâles de *C. capitata* au-delà de 6 semaines et que l'efficacité de cette para-phéromone est influencée directement par les conditions climatiques (Nakagawa *et al.* 1981; Rice *et al.* 1984).

Notre étude a montré l'absence de femelles de *C. capitata* dans les pièges Mc-Phail appâtés par le trimedlure et par l'huile de gingembre durant la période d'observations. Ces résultats ont été démontrés par Shelly et Pahio (2002) en utilisant les mêmes concentrations de « EGRO ». L'absence de réponse des femelles a été documentée auparavant pour le trimedlure (Delrio et Zumreoglu 1983; Howse et Knapp 1996) et l' $\alpha$ -copaène (présent dans l'huile de gingembre) (Nishida *et al.* 2000).

L'efficacité du trimedlure dans la détection précoce des mâles matures et immatures de *C. capitata* dans les vergers à faible niveau de population, est un facteur clé pour réussir la stratégie de lutte adoptée contre *C. capitata*. En Tunisie, la surveillance de *C. capitata* se fait couramment par le trimedlure avec des observations hebdomadaires pour détecter le début d'augmentation de la population jusqu'au seuil économique de 3 mâles par piège par jour, à laquelle les traitements chimiques (aériens ou terrestres) sont déclenchés.



## **Chapitre 2 : Efficacité de traitements aériens par le Malathion en comparaison de traitements terrestres par le Spinosad contre *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) en vergers d'agrumes**

Depuis 1956, les pulvérisations avec le Malathion dans les applications d'appât ont été largement utilisées dans la lutte et dans les programmes d'éradication de *C. capitata* (Steiner *et al.* 1961). Le Malathion, largement utilisé en Tunisie dans les campagnes de lutte contre *C. capitata* (Boulahia-Kheder *et al.* 2012) est banni d'utilisation dans les pays membres de la communauté économique européenne depuis 2008.

Dans ce contexte, l'objectif de cette expérimentation consiste à évaluer la faisabilité et l'efficacité du Malathion et du Spinosad utilisés dans les applications d'appât dans les vergers d'agrumes.

### **1. Matériel et méthodes**

#### **1.1. Vergers expérimentaux**

Les essais ont été menés dans trois zones expérimentales (Bou Argoub, Bani Khalled et Manzel Bouzalfa) situées au niveau de la région du Cap Bon qui fait partie du gouvernorat de Nabeul localisé au Nord-Est de la Tunisie (Figure 15). Ces zones expérimentales sont représentées par 12 vergers d'agrumes de la variété « Maltaise » dans la zone bénéficiant d'une couverture aérienne contre la mouche méditerranéenne des fruits avec les applications d'appât à base de Malathion. Les vergers diffèrent les uns des autres par le nombre de traitements (chimiques) terrestres d'appui. Les vergers ont été regroupés en fonction du nombre des traitements aériens et du nombre des traitements terrestres appliqués dans le but d'avoir trois modalités de traitement dont les détails sont consignés dans le tableau 2.



**Figure 15.** Zones expérimentales de Manzel Bouzalfa (a), Bou Argoub (c) et Bani Khalled (b) dans la région du Cap Bon de la Tunisie (Google earth 2016).

**Tableau 2.** Historique des traitements aériens et terrestres dans différents vergers d'agrumes dans la région du Cap Bon. **A** : traitement aérien, **T** : traitement terrestre.

Modalités de traitement	Nombre des parcelles	Traitements	Méthodes d'application	Dates d'application
<b>3A + 0T</b>	4	Application d'appât + Malathion	Traitement aérien	03/09/2011
				13/10/2011
				14/11/2011
<b>3A + 1T</b>	5	Application d'appât + Malathion	Traitement aérien	03/09/2011
				13/10/2011
				14/11/2011
<b>0A + 2T</b>	3	Spinosad	Traitement terrestre	10/09/2011
		Spinosad	Traitement terrestre	16/10/2011
				15/11/2011

Les traitements terrestres avec le Spinosad ont été appliqués par les agriculteurs avec un pulvérisateur à haute pression équipé de buses avec chambre de turbulence à la dose de 1.5 l/ha. Les traitements aériens ont été assurés par une société privée sous le contrôle du Ministère de l'Agriculture, des ressources hydrauliques et de la pêche. Ce traitement consiste

en un mélange d'un attractif alimentaire (Lysatex 300cc) et d'un insecticide (Malathion) qui est appliqué à la dose de 200 ml/ha. Il est déclenché quand le niveau de la population de *C. capitata* dépasse 3 individus par piège à phéromone sexuelle par jour.

### **1.2. Suivi de la population adulte de *C. capitata***

Le suivi de la population imaginale de *C. capitata* dans chaque verger s'est fait au moyen de cinq pièges Mc-Phail appâtés avec une solution composée de 66% de la para phéromone « Trimedlure » et 33% de DDVP. Les pièges ont été installés le 13 octobre 2011 du côté Sud-Est des arbres de la variété « Maltaise » à une hauteur de 1.5 m et ont fait l'objet d'observations hebdomadaires jusqu'au début de la récolte, soit le 15 décembre 2011.

### **1.3. Suivi du taux des fruits piqués**

Dans chaque parcelle, l'évaluation du taux de fruits piqués a été appréciée sur 10 arbres de même vigueur et ayant presque la même charge en fruits. Pour ce faire, 20 oranges par orientation (Nord, Sud, Est et Ouest) et par arbre ont été marquées et examinées chaque semaine en considérant le nombre de piqûres par fruit ainsi que l'effectif des fruits qui ont chutés en conséquence des infestations par *C. capitata* (présence des piqûres ou bien des larves). L'estimation du taux de fruits piqués a été réalisée en calculant le nombre de fruits avec au moins une seule piqûre par rapport à l'ensemble des fruits examinés par arbre.

## **2. Analyses statistiques**

La population de *C. capitata* piégée dans les pièges Mc-Phail a été analysée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec la loi de Poisson (Log link) en fonction du traitement (Tableau 2), de la date et de l'interaction entre ces deux facteurs. Ensuite, nous avons comparé la courbe d'évolution des captures des mâles en fonction du temps en calculant l'aire sous la courbe (équivalent à l'AUDCP, *area under the disease progression curve*) pour chaque traitement qui est par la suite analysé avec l'analyse de la variance (ANOVA). Le taux de fruits piqués a été analysé par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec la loi binomiale (logit link) en fonction du traitement, de la date et de l'interaction entre ces deux facteurs.

### 3. Résultats

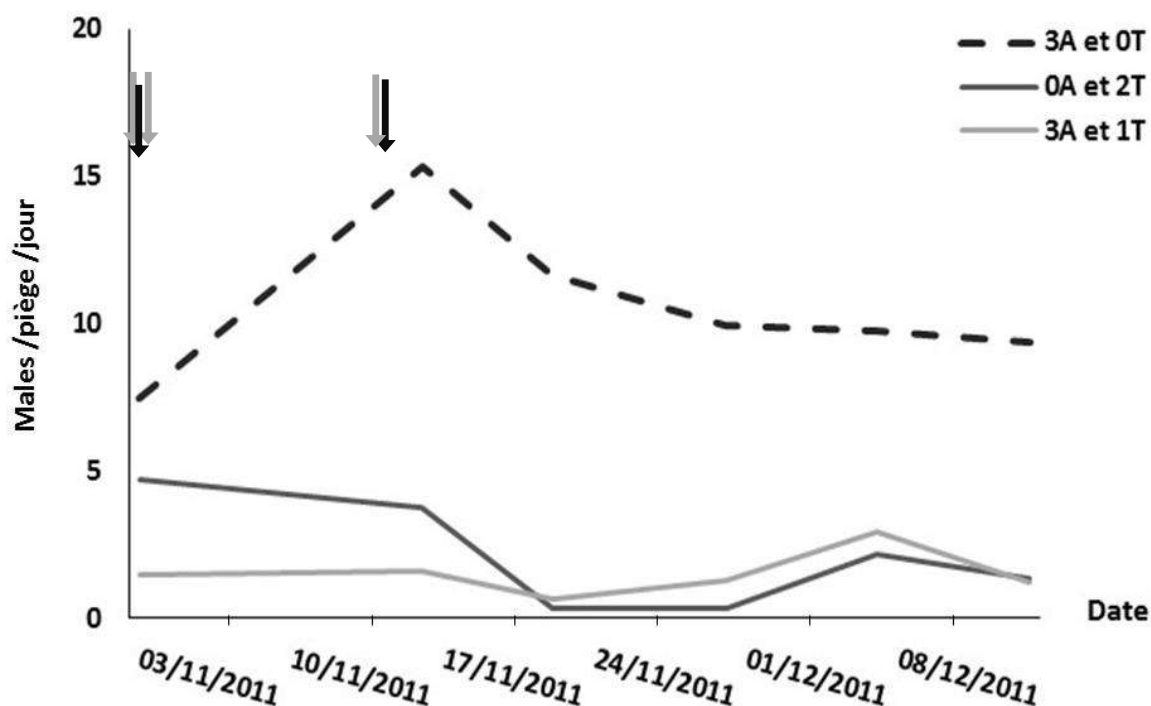
#### 3.1. Suivi de la population adulte de *C. capitata*

L'évolution du niveau de captures des mâles de *C. capitata* dans les différents vergers expérimentaux (Figure 16) était marquée par une variation significative entre les traitements ( $F_{2, 12}=105$ ,  $P<0.001$ ) durant toute la période de suivi. La population de *C. capitata* était beaucoup plus importante dans les vergers qui ont reçu trois traitements aériens que dans les vergers bénéficiant d'un traitement terrestre et de trois traitements aériens, et que dans les vergers traités seulement au le Spinosad avec deux passages terrestres. Le nombre de mâles capturés de *C. capitata* est affecté par le traitement (GLM :  $\Delta Dev_{2, 87}=3818$ ,  $P<0.001$ ) et la date (GLM :  $\Delta Dev_{5, 87}=325$ ,  $P<0.001$ ) alors que l'interaction entre ces deux facteurs n'était pas significative (GLM :  $\Delta Dev_{10, 87}=83$ ,  $P=0.077$ ). En effet, le suivi des captures de mâles dans les pièges appâtés au trimedlure dans les vergers expérimentaux a montré la présence de *C. capitata* durant toute la période de suivi avec une fluctuation des relevés.

Dans les vergers qui ont reçu trois traitements aériens, la population de *C. capitata* était de l'ordre de 7 individus par piège et par jour lors du premier dénombrement des pièges réalisé le 3 novembre 2011. Par la suite, l'effectif des mâles capturés a augmenté progressivement jusqu'à l'application du troisième traitement aérien le 14 novembre 2011. Ce traitement n'a pas provoqué la réduction immédiate de la population de ce ravageur qui a continué son accroissement pour atteindre un maximum de 15 individus par piège par jour le 17 novembre 2011. Au-delà de cette date, le niveau de la population adulte de *C. capitata* a diminué progressivement jusqu'à la fin de la récolte mais, il est resté important au-dessus du seuil économique (3 adultes par jour par piège).

Dans les vergers qui ont reçu seulement deux traitements terrestres, le niveau de la population de *C. capitata* était de 5 mâles par jour par piège pour diminuer jusqu'à quasi 0 sous l'effet de l'application du deuxième traitement terrestre le 15 novembre 2011. Cette réduction du niveau des populations de *C. capitata* était de l'ordre de 90% une semaine après l'application du traitement, c'est à dire plus importante que la réduction causée par le troisième traitement aérien dans les vergers traités uniquement par le Malathion en application aérienne qui est uniquement de l'ordre de 20%. Au-delà de ces dates, malgré l'accroissement de la population, l'effectif des mâles piégés est resté faible sans dépasser le seuil économique.

Dans les vergers qui ont reçu un traitement terrestre d'appui et trois traitements aériens, la population de *C. capitata* est restée faible sans dépasser 3 mâles par piège par jour durant la durée des observations.



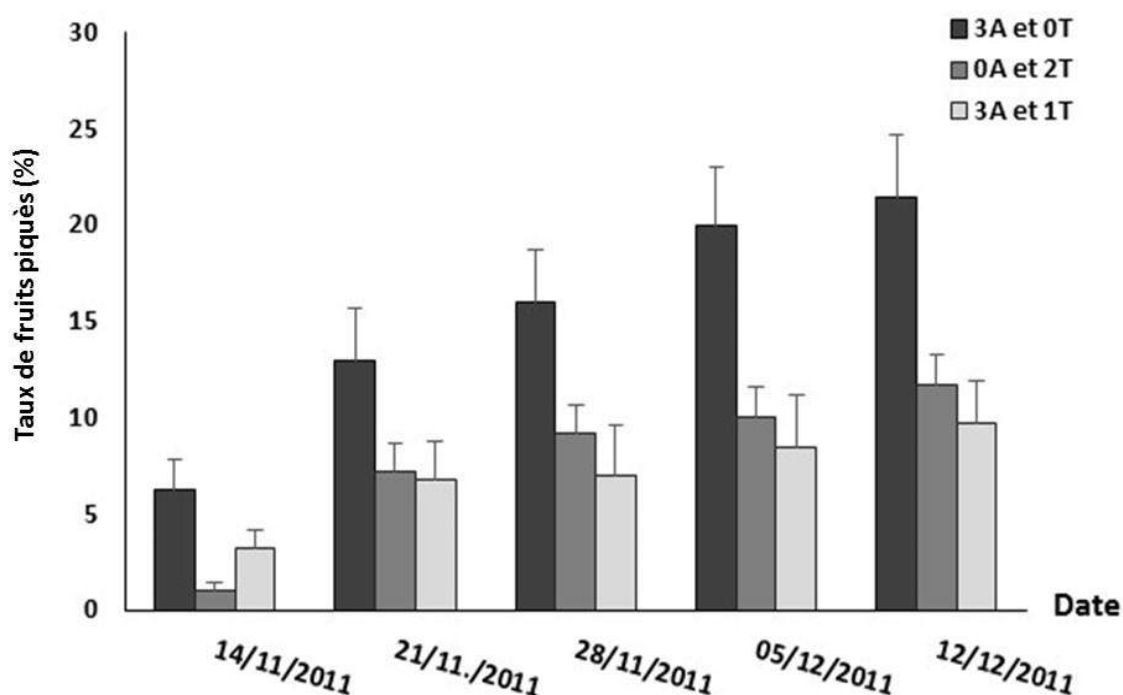
**Figure 16.** Nombre des mâles de *C. capitata* (moyenne par jour) capturés par piège Mc-Phail par jour dans les vergers subissant les différentes modalités de traitements. (3A et 0T) trois traitements aériens et zéro traitement terrestre. (0A et 2T) zéro traitement aérien et deux traitements terrestres. (3A et 1T) trois traitements aériens et un traitement terrestre.

↓ Traitement aérien avec le Malathion, ↓ traitement terrestre avec le Spinosad.

### 3.2. Suivi de taux de fruits piqués

Le taux de fruits piqués était significativement différent entre les traitements ( $Dev_{2, 297}=709.3$ ,  $P<0.001$ ) et les dates ( $Dev_{2, 296}=714.4$ ,  $P<0.001$ ) avec un effet non significatif de l'interaction de ces deux paramètres ( $Dev_{10, 294}=16.6$ ,  $P=0.43$ ). Le nombre de fruits piqués était nul avant la première et la deuxième observation, et il était relativement faible à la troisième observation (14 novembre 2011) avec 6, 1, et 3 % respectivement dans les vergers qui ont reçu trois traitements aériens, un traitement terrestre et trois traitements aériens, et deux passages terrestres par le Spinosad (Figure 17). Le taux de fruits piqués a augmenté progressivement pour atteindre son maximum vers le 12 décembre 2011 dans tous les vergers avec une

différence significative entre les trois modalités de traitement. Le taux de fruits piqués dans les vergers recevant les trois traitements aériens avec le Malathion était significativement le plus élevé (24%) que dans les vergers bénéficiant de deux traitements terrestres avec le Spinosad (11%) et les vergers recevant trois traitements aériens avec le Malathion et un traitement terrestre par le Spinosad (10%).



**Figure 17.** Taux de fruits piqués (moyenne  $\pm$  SE) par les femelles de *C. capitata* dans les vergers d'agrumes dans la région du Cap Bon sous les trois modalités de traitements. (3A et 0T) trois traitements aériens et zéro traitement terrestre. (0A et 2T) zéro traitement aérien et deux traitements terrestres. (3A et 1T) trois traitements aériens et un traitement terrestre.

#### 4. Discussion

L'évaluation de l'efficacité des traitements chimiques effectués par voie aérienne ou terrestre en Tunisie réalisée au cours de cette étude a montré que l'utilisation du Spinosad dans les applications d'appât par voie terrestre, réduit de deux fois le niveau de la population de *C. capitata* et le taux de fruits piqués dans les vergers d'agrumes en comparaison de l'utilisation du Malathion dans les applications d'appât par voie aérienne. L'efficacité du Spinosad a été montrée contre *C. capitata* en Afrique de Sud (Manrakhan *et al.* 2013) et en Espagne (Urbaneja *et al.* 2009) et au Guatemala (Rendon *et al.* 2000) et contre *Bactrocera dorsalis* à

Hawaii (Piñero *et al.* 2009). Dans notre étude dans des vergers d'agrumes en Tunisie, le taux des fruits piqués a diminué sous l'effet des traitements avec le Spinosad en comparaison à ceux traités au Malathion. Ces résultats ont été observés dans d'autres études à Hawaii dans la lutte contre *C. capitata*, *B. dorsalis* et *Z. cucurbitae* (Vargas *et al.* 2003).

Hsu *et al.* (2004) ont montré la possibilité d'apparition de populations résistantes de *B. dorsalis* et *C. capitata* à différents produits organophosphorés dont le Malathion. Par exemple les populations de *C. capitata* en Espagne ont développé une résistance envers cet insecticide (Magaña *et al.* 2007). De plus, l'utilisation non contrôlée du Malathion provoque des problèmes de pollution de l'environnement et la présence de résidus toxiques, ce qui a été montré dans les vergers d'agrumes en Espagne (Chueca *et al.* 2007).

Notre étude confirme que le Spinosad est une bonne alternative au Malathion. En plus de sa grande efficacité sur différentes espèces de Tephritidae, le Spinosad a une faible toxicité pour les mammifères et les poissons, et il a été rapporté pour être très faiblement nocif sur la faune auxiliaire utile (Vargas *et al.* 2002; Thomas et Mangan 2005; Ruiz *et al.* 2008; Mangan et Moreno 2009; Urbaneja *et al.* 2009; Rahmouni et Chermiti 2011). Ces résultats obtenus encouragent l'utilisation du Spinosad dans les applications d'appât comme c'est le cas dans des programmes de lutte contre *C. capitata* dans différents pays (Piñero *et al.* 2009; Gazit *et al.* 2013; Manrakhan *et al.* 2013).

Bien que très efficaces lorsqu'ils sont correctement appliqués, les appâts sont connus pour créer des problèmes écologiques, toxicologiques et environnementaux (Troetschler 1983). Dans le but de réduire ces effets néfastes liés à l'application terrestre et/ou aérienne des insecticides en mélange avec les attractifs alimentaires, Yokoyama (2014) a proposé d'appliquer ces traitements dans des dispositifs de bait station ou dans des pièges tout en changeant l'hydrolysate des protéines classique par un attractif alimentaire synthétique plus sélectif composé par l'acétate d'ammonium, putrescine et triméthylamine (Epsky et Heath 1998; Heath *et al.* 2004). Une deuxième limite liée à l'utilisation du Spinosad dans les applications d'appât était la faible persistance des formulations, qui peut être augmentée dans les systèmes attract-and-kill (Revis *et al.* 2004).

### **Chapitre 3 : Efficacité de différents systèmes de la technique Attract-and-kill contre *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) en verger de pêcher (*Prunus persica*) et d'agrumes (*Citrus spp*) et leurs effets sur les insectes non cibles**

La mise au point de nouvelles techniques de lutte contre *C. capitata*, plus respectueuses de l'environnement et de la santé humaine, pressentie comme nécessaire, est devenue une alternative obligatoire pour le pays.

Les techniques d'attract-and-kill comme le piégeage de masse et le bait station peuvent être des alternatives efficaces à la lutte chimique. Divers dispositifs de ces techniques ont été développés et semblent être efficaces pour réduire le taux de perte en maintenant la population de *C. capitata* sous le seuil économique. Plusieurs études ont montré l'efficacité de cette technique dans le contrôle de faibles densités de différentes espèces de Tephritidae (Navarro-Llopis *et al.* 2008; Martinez-Ferrer *et al.* 2012). Afin de développer une stratégie de lutte contre *C. capitata*, il apparaît important de tester certaines de ces techniques sur plusieurs cultures fruitières en Tunisie.

Dans cette perspective, on a évalué l'efficacité de deux dispositifs de bait station (AAL&K® et Ceranock®) qui seront comparés avec les traitements insecticides classiques utilisés contre *C. capitata* dans les vergers de pêcher précoce et de saison et dans les vergers d'agrumes. L'effet de ces deux dispositifs sur les insectes non cibles a été vérifié dans le but de déterminer la possibilité d'associer cette technique dans un programme de lutte intégrée.

## **1. Matériel et méthodes**

### **1.1. Traitements**

**Systèmes de bait station :** Deux dispositifs de bait station de la technique attract-and-kill ont été testés. Le premier dispositif est le Ceranock® (Russell IPM, United Kingdom) (Figure 18) qui est composé de trois parties principales. Un crochet en plastique afin de suspendre le dispositif à une branche au niveau de l'arbre, une boîte en plastique contenant une éponge imbibée avec 5 g d'attractif alimentaire (un mélange d'hydrolysate de protéine et d'extrait de plantes) et un insecticide (alpha-cyperméthrine) utilisé à la dose de 0.01 g/dispositif de bait station. La densité d'utilisation recommandée par la société est de 400 dispositifs par hectare dans les vergers de pêcher et 350 dispositifs par hectare dans les vergers d'agrumes. Sous les



conditions environnementales de la Tunisie, la durée de vie moyenne de ce dispositif est de l'ordre de 4 mois.



**Figure 18.** Dispositifs Ceranock® de bait station appliqués contre *C. capitata* dans les vergers de pêcher (Clichés originaux 2015).

Le AAL&K® (Atlas Agro, Switzerland) (Figure 19) est le deuxième système de bait station qui a été testé dans cette étude. Il est emballé sous forme de tube contenant 150 g d'un mélange pâteux d'un attractif alimentaire (hydrolysate de protéine) enrichi par un attractif sexuel (huile de gingembre comme une para phéromone de mâle de *C. capitata*) dans le but d'augmenter l'attractivité du dispositif. L'insecticide additionné à ce mélange est la perméthrine (6%). Ce système de bait station est utilisé à la dose de 3000 gouttes par hectare en vergers d'agrumes et de pêchers à raison de 7-8 gouttes par arbre appliquées sur la face inférieure de la feuille comme il est recommandé par le fournisseur. Ce traitement doit être renouvelé toutes les quatre semaines.



**Figure 19.** Dispositif AAL&K® de bait station appliqué contre *C. capitata* dans un verger de pêcher (Clichés originaux 2015).

**Traitements insecticides :** Dans les vergers expérimentaux de pêchers, les traitements insecticides ont été appliqués par voie terrestre avec un pulvérisateur à haute pression équipé par des buses avec une chambre de turbulence (Figure 20). Les dates d'application des traitements sont indiquées dans le tableau 3.

Dans les vergers expérimentaux d'agrumes, les traitements insecticides ont été appliqués par voie aérienne. Le traitement consiste en un mélange d'un attractif alimentaire (protéine : Lysatex 300cc) et un insecticide organophosphoré le Malathion qui est appliqué à la dose de 200ml/hectare. En Tunisie, les traitements aériens sont appliqués uniquement dans les régions agrumicoles par la société SONAPROV sous le contrôle du Ministère de l'Agriculture, des ressources hydrauliques et de la pêche. La prise de décision pour l'application du traitement aérien est basée sur le nombre d'adultes capturés dans les pièges à phéromone sexuelle, le seuil est de 3 mouches par piège par jour, et il est renouvelé après les fortes précipitations. Les dates d'application des différents traitements sont indiquées dans le tableau 4.

**Tableau 3.** Historique des traitements chimiques et de l'application de deux dispositifs de bait station Ceranock et AAL&K contre *C. capitata* dans les différentes zones expérimentales de pêcher.

Zones expérimentales	Coordonnées	Verger	Traitements	Matières-Actives (AI)	Dose	Nombre d'applications	Date d'applications
<b>Allecha</b>	35°42'29"N 10°40'35"E, altitude: 58m	Verger 1	Insecticide	Dimethoate	350g/ha	2	13/03/2013 24/03/2013
				Deltamethrin	0.1 l/ha	1	24/04/2013
		Verger 2	Ceranock® bait station	$\alpha$ -Cypermethrin	400 dispositifs/ha	1	30/03/2013
		Verger 3	AAL&K® bait station	Permethrin	3000 gouttes/ha	2	30/03/2013 02/05/2013
<b>Ouardanine</b>	35°31'46"N 10°33'06"E, altitude: 96m	Verger 1	Insecticide	Dimethoate	350g/ha	2	24/04/2013 25/05/2013
				Deltamethrin	0.1 l/ha	1	15/05/2013
		Verger 2	Ceranock® bait station	$\alpha$ -Cypermethrin	400 dispositifs/ha	1	30/03/2013
		Verger 3	AAL&K® bait station	Permethrin	3000 gouttes/ha	2	30/03/2013 02/05/2013
<b>Morneg</b>	36° 40'52"N 10° 17'26" E, altitude: 32m	Verger 1	Insecticide	Dimethoate	350g/ha	3	07/05/2014 22/05/2014 19/06/2014
				Deltamethrin	0.1 l/ha	3	19/03/2014 03/04/2014 22/04/2014
		Verger 2	Ceranock® bait station	$\alpha$ -Cypermethrin	400 dispositifs/ha	1	07/05/2014
		Verger 3	AAL&K® bait station	Permethrin	3000 gouttes/ha	3	07/05/2014 28/05/2014 18/06/2014

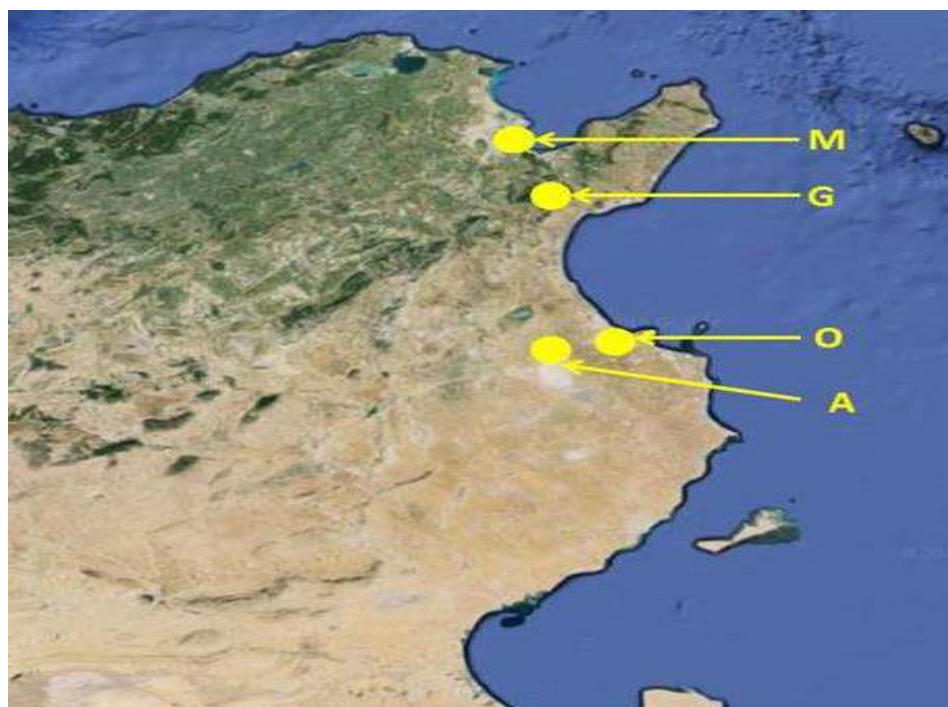
**Tableau 4.** Historique des traitements chimiques appliqués par voie aérienne et de l'application de deux dispositifs de bait station Ceranock et AAL&K dans les vergers d'agrumes situés dans la zone expérimentale de Grombalia.

Vergers	Traitements	Matières Actives (AI)	Dose	Nombre d'applications	Dates d'applications
<b>Vergers 1</b>	Chimique	Malathion	200ml/ha	2	20/09/2013 12/10/2013
		Spinosad	100 ml/ha	1	09/11/2013
<b>Vergers 2</b>	Ceranock® bait station	$\alpha$ -Cypermethrin	350 dispositifs/ha	1	12/10/2013
<b>Vergers 3</b>	AAL&K® bait station	Permethrin	3000 gouttes/ha	3	12/10/2013
					02/11/2013
					23/11/2013

## 1.2. Vergers expérimentaux

Deux séries d'essais ont été effectuées, la première sur la culture fruitière de pêchers et la deuxième sur agrumes. Pour la première série, les essais expérimentaux ont été conduits dans 9 vergers de pêchers appartenant à trois zones expérimentales différentes. Les zones d'Alelcha et Ouardanine sont situées au niveau de la région du Sahel et font partie du gouvernorat de Monastir (Centre-Est de la Tunisie) (Figure 20). Les essais dans ces deux zones ont été menés entre mars et juin 2013 sur pêchers précoces des variétés « Flordastar » et « San-Pedro » (Tableau 3). La troisième zone expérimentale est située dans la région de Morneg (Nord-Est de la Tunisie). Elle est occupée par des pêchers de saison de la variété « Royal Glory » dont les expérimentations ont été réalisées entre mai et juillet 2014. Dans chaque zone, l'efficacité des dispositifs de bait station, Ceranock® et AAL&K®, a été comparée à un traitement conventionnel en utilisant des insecticides organophosphorés comme le diméthoate (100 ml/hl) et des insecticides pérytrinoïde comme le deltaméthrin (83 ml/hl). Au niveau de chaque zone expérimentale, trois vergers ont été choisis couvrant chacune 1 ha de superficie, où chaque verger correspond à l'un des trois traitements testés ; Ceranock®, AAL&K® et un traitement conventionnel.

La deuxième série d'essais a été conduite dans 3 vergers d'agrumes situés dans la région de Grombalia appartenant au gouvernorat de Nabeul (Figure 20) qui est une région grosse productrice d'agrumes de différentes variétés en Tunisie. Au niveau de cette zone, les travaux d'expérimentation ont été menés sur les fruits d'agrumes de la variété « Washington navel » qui est la variété la plus sensible à *C. capitata* en l'absence d'autres plantes hôtes. L'essai consiste à comparer l'efficacité de deux dispositifs de bait station le Ceranock® et le AAL&K® avec un traitement chimique classique effectué par voie aérienne en utilisant le Malathion comme insecticide dans les applications d'appât. Chaque verger mesurait 1 ha et correspond à l'un des trois traitements testés. Les essais ont été étendus sur une période de 3 mois, soit de septembre à fin décembre 2013.



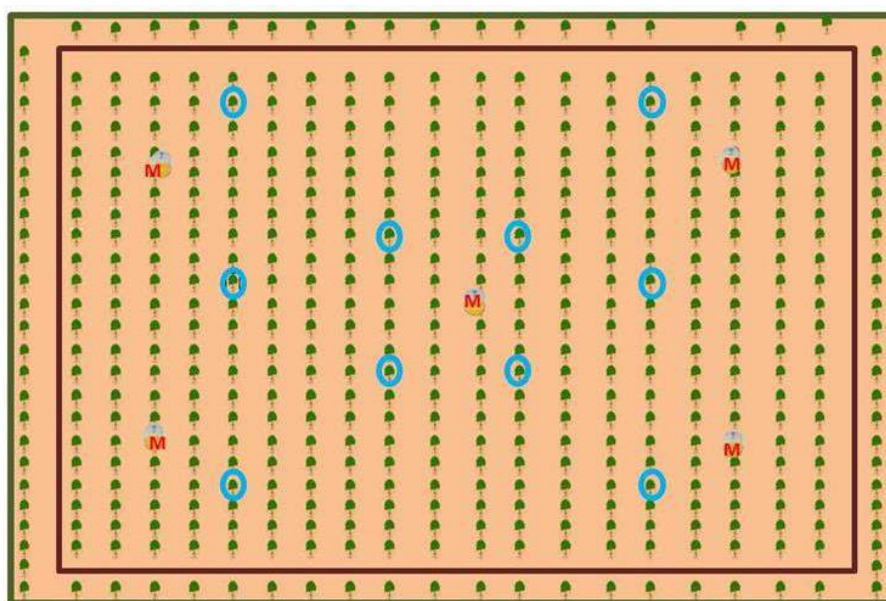
**Figure 20.** Localisation géographique des différentes zones expérimentales pour les cultures fruitières d'agrumes (G : Grombalia) et de pêcher (M : Mornag, O : Ouardanine et A : Alelcha) (Google earth 2016).

### 1.3. Suivi des populations adultes de *C. capitata*

Le suivi des populations de *C. capitata* a été réalisé dans les différents vergers avec des pièges de type Mc-Phail (Figure 21) appâtés avec la para-phéromone « trimedlure » et le dichlorvos (DDVP) comme insecticide. Cinq pièges ont été installés dans chaque verger d'étude et avec comptage des mâles capturés chaque semaine.

#### 1.4. Évaluation de fruits piqués

Dans chaque verger de pêchers, le nombre de fruits piqués a été évalué sur 10 arbres pour lesquels le nombre de fruits piqués et non piqués a été noté chaque semaine. Dans chaque parcelle d'agrumes, 10 arbres ont été également choisis et marqués (Figure 21) et 20 fruits de chaque orientation (Est, Ouest, Nord et Sud) ont été examinés et marqués. Le nombre des piqûres par fruit marqué a été noté hebdomadairement. Le taux de fruits piqués a été calculé comme étant le nombre de fruits avec au moins une piqûre par rapport à l'ensemble des fruits examinés par arbre.



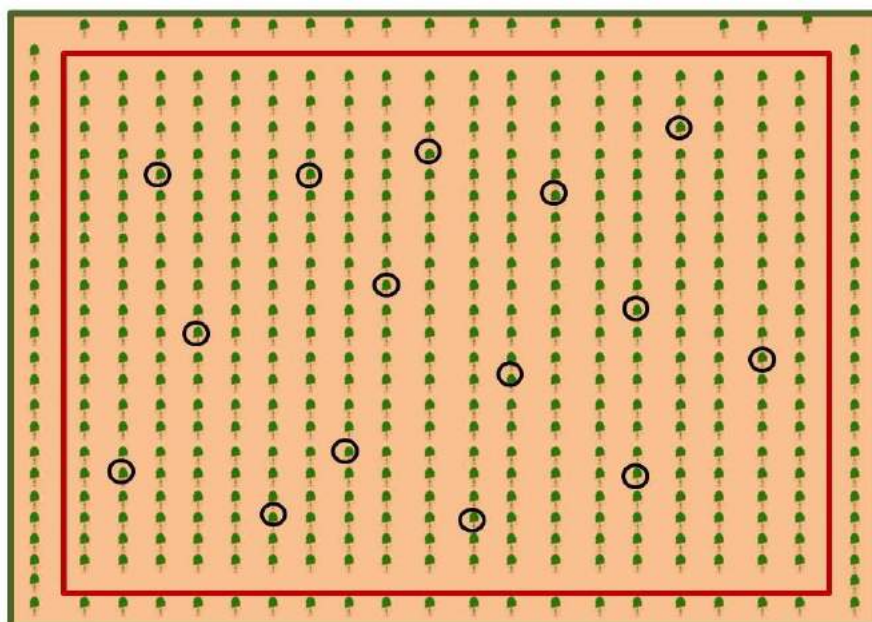
**Figure 21.** Dispositif expérimental pour l'évaluation des dégâts sur fruits : les cercles représentent la position des arbres marqués et la lettre **M** représente la position des pièges installés pour le suivi de la population imaginaire de *C. capitata* dans le verger expérimental de pêcher.

#### 1.5. Effets de Ceranock® et AAL&K® sur les insectes non cible

La sélectivité de ces deux dispositifs de bait station (Ceranock® et AAL&K®) a été déterminée dans les 6 vergers de pêchers situés dans les zones expérimentales de Aelcha et Ouardanine. Un échantillonnage de la faune auxiliaire utile dans les arbres a été effectué par la méthode de battage. Les Chrysopes, les Coccinelles, les Punaises et les Hyménoptères représentent les taxa les plus abondants dans les différentes dates d'échantillonnage auxquelles on a travaillé. Cette méthode a été effectuée 7 jours avant l'application des traitements dans le but de vérifier l'homogénéité des vergers et 5, 12, 19 jours après les



traitements aux Ceranock®, AAL&K®, deltaméthrine et diméthoate. L'échantillonnage a été effectué sur 15 arbres (Figure 22) par traitement selon la méthode de Fauvel *et al.* (1981). À chaque date d'échantillonnage, 5 branches par arbre ont été battues et les insectes ont été collectés sur un parapluie japonais, soit 75 branches échantillonnées à chaque date pour chaque parcelle. Les échantillons ont été conservés dans l'alcool 90° et les insectes ont été identifiés, comptés et classés par la suite au laboratoire. Les taxa des insectes non-cibles sélectionnées pour cette étude étaient : Chrysopidae (Neuroptera), Coccinellidae (Coleoptera), Miridae (Hemiptera) et Hymenoptera. Ces taxa ont été choisis, premièrement parce qu'elles renferment les plus importants agents de lutte biologique (parasitoïdes et prédateurs) et deuxièmement parce qu'elles représentent les espèces les plus communes et les plus importantes dans les vergers de pêchers en Tunisie.



**Figure 22.** Dispositif expérimental pour l'échantillonnage des insectes non cible. Les cercles représentent la position des arbres de pêchers échantillonnés.

## 2. Analyses statistique

Pour chaque zone expérimentale (Alelcha, Ouardanine, Mornag et Grombaliale) le nombre de mâles de *C. capitata* capturés dans les pièges Mc-Phail a été analysé par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec la loi de Poisson (Log link) en fonction de l'effet du traitement (Ceranock®, AAL&K® et traitements insecticides terrestres ou aériennes), de la date et de l'interaction entre le traitement et la date. Ensuite, nous avons comparé la courbe d'évolution

des captures des mâles en fonction du temps en calculant l'aire sous la courbe (équivalent à l'AUDCP, *area under the disease progression curve*) pour chaque traitement qui est par la suite analysé avec l'analyse de la variance (ANOVA).

Sur la culture fruitière de pêcheurs dans les zones expérimentales de Alelcha, Ouardanine, et Mornag, la quantité des fruits piqués a été analysée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec loi binomial (logit link) en fonction du traitement, de la date et de l'interaction entre ces deux facteurs. Sur la culture fruitière d'agrumes dans la zone expérimentale de Grombalia, la quantité de fruits piqués a été analysée par un modèle linéaire mixte généralisé à effet fixe (GLMer) avec la loi binomiale (logit) en fonction du traitement (effets aléatoire) pour chaque date (effet fixe). L'abondance des insectes non-cibles, Chrysopidae (Neuroptera), Coccinellidae (Coleoptera) et Miridae (Hemiptera) a été analysée par un GLM avec la loi de poisson (Log link) en fonction du traitement, de la date et de leur interaction.

### 3. Résultats

#### 3.1. Abondance des mâles de *C. capitata*

Sur pêcheurs, l'AUDCP calculée pour les populations de *C. capitata* était significativement différente entre les traitements dans la zone expérimentale de Alelcha ( $F_{2, 15} = 129.81$ ,  $P < 0.001$ ), de Ouardanine ( $F_{2, 15} = 43.18$ ,  $P < 0.001$ ) et de Morneg ( $F_{2, 12} = 357.6$ ,  $P < 0.001$ ). Dans la zone expérimentale de Alelcha, l'abondance des mâles de *C. capitata* est affectée significativement par le traitement ( $Dev_{2, 243} = 818.6$ ,  $P < 0.001$ ), la date ( $Dev_{14, 229} = 6868.3$ ,  $P < 0.001$ ) ainsi que l'interaction entre ces deux facteurs ( $Dev_{24, 205} = 50.2$ ,  $P = 0.0013$ ). Le nombre de *C. capitata* était significativement plus important dans les vergers traités chimiquement avec les insecticides organophosphorés et pyréthroïdes que dans les vergers traités par les bait stations Ceranock® et AAL&K® (Figure 23).

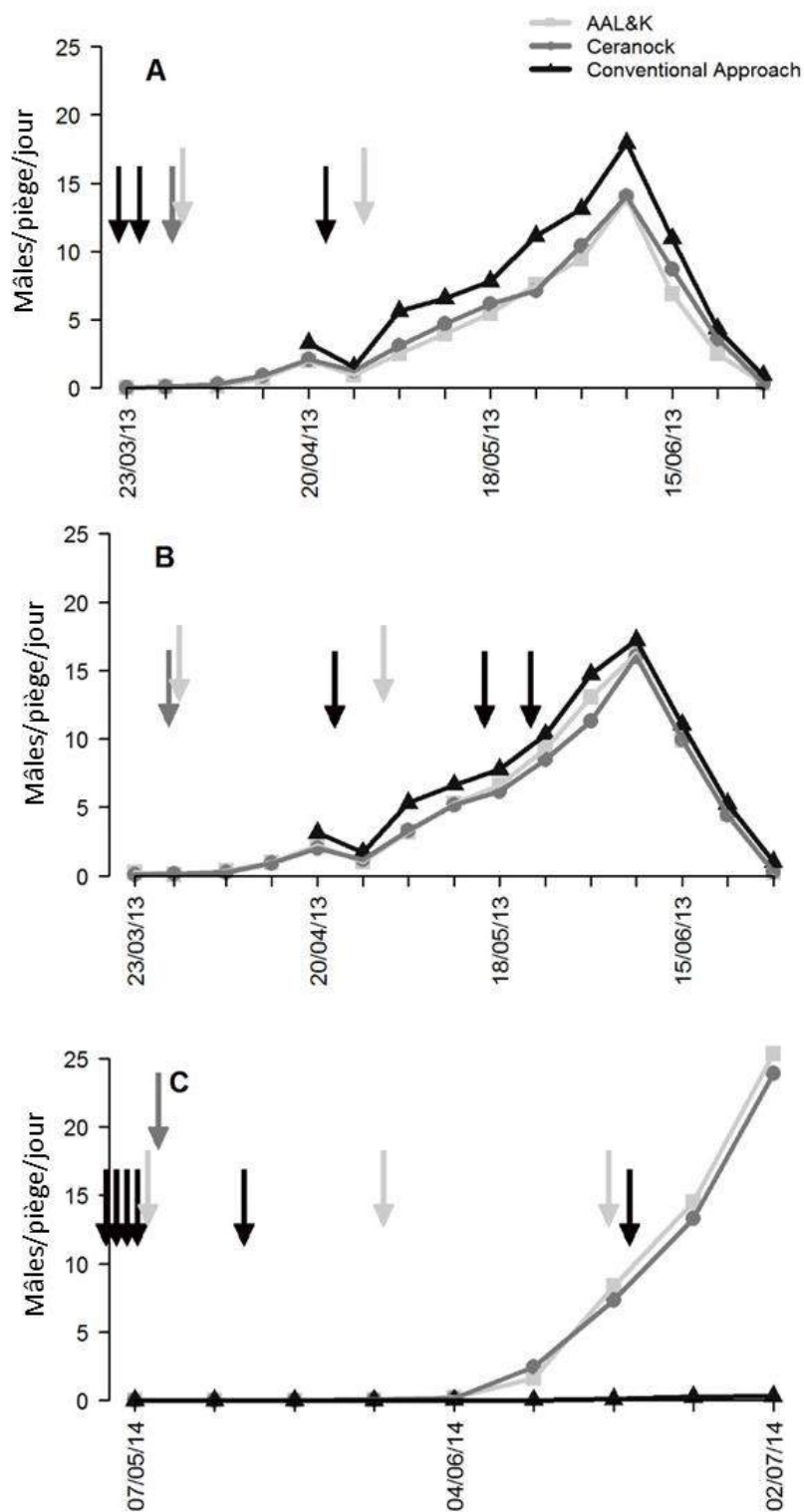
Dans la zone expérimentale de Ouardanine, l'abondance des mâles de *C. capitata* était significativement différentes entre les traitements ( $Dev_{2, 243} = 8477.1$ ,  $P < 0.001$ ), les dates ( $Dev_{14, 229} = 7763.2$ ,  $P < 0.001$ ) et leur interaction ( $Dev_{24, 205} = 55.8$ ,  $P < 0.001$ ). L'effectif des mâles de *C. capitata* capturés dans le verger traité conventionnellement était significativement plus important que dans les deux autres vergers traités par les dispositifs de bait station Ceranock® et AAL&K®. Le nombre des mâles capturés n'était pas significativement différent entre les vergers traités par Ceranock® et AAL&K®. Dans les différents vergers, le



nombre de mâles capturés est resté faible sans dépasser 1.9 individus par piège par jour jusqu'au 27 avril 2013. Ceci est probablement lié à l'effet des trois traitements insecticides effectués avant cette date. Au-delà de cette date, le nombre de mâles de *C. capitata* a augmenté progressivement pour atteindre un pic de 15 individus par piège par jour vers le 08 juin 2013 (Figure 23) pour diminuer par la suite progressivement jusqu'à la fin de la récolte.

Dans la zone expérimentale de Morneg, l'abondance des mâles de *C. capitata* a été affectée significativement par le traitement ( $\text{Dev}_{2, 133} = 2571.1$ ,  $P < 0.001$ ), la date ( $\text{Dev}_{8, 299} = 7077.00$ ,  $P < 0.001$ ) alors que l'interaction entre ces deux facteurs était non significative ( $\text{Dev}_{16, 109} = 55.80$ ,  $P = 0.40$ ) (Figure 23). L'abondance des mâles de *C. capitata* n'était pas significativement différente entre les traitements avant le 04 juin 2014. Après cette date, la population de *C. capitata* a augmenté d'une manière significative dans les vergers traités par les deux dispositifs de bait station Ceranock® et AAL &K® en comparaison avec le verger traité conventionnellement par les insecticides organophosphorés et pyréthroïdes.

La population de *C. capitata* était significativement différente entre les trois zones expérimentales. La population la plus faible a été enregistrée dans les zones expérimentales de Alelcha et Ouardanine cultivées en pêchers précoces que dans la zone expérimentale de Morneg cultivées par des pêchers de saison.

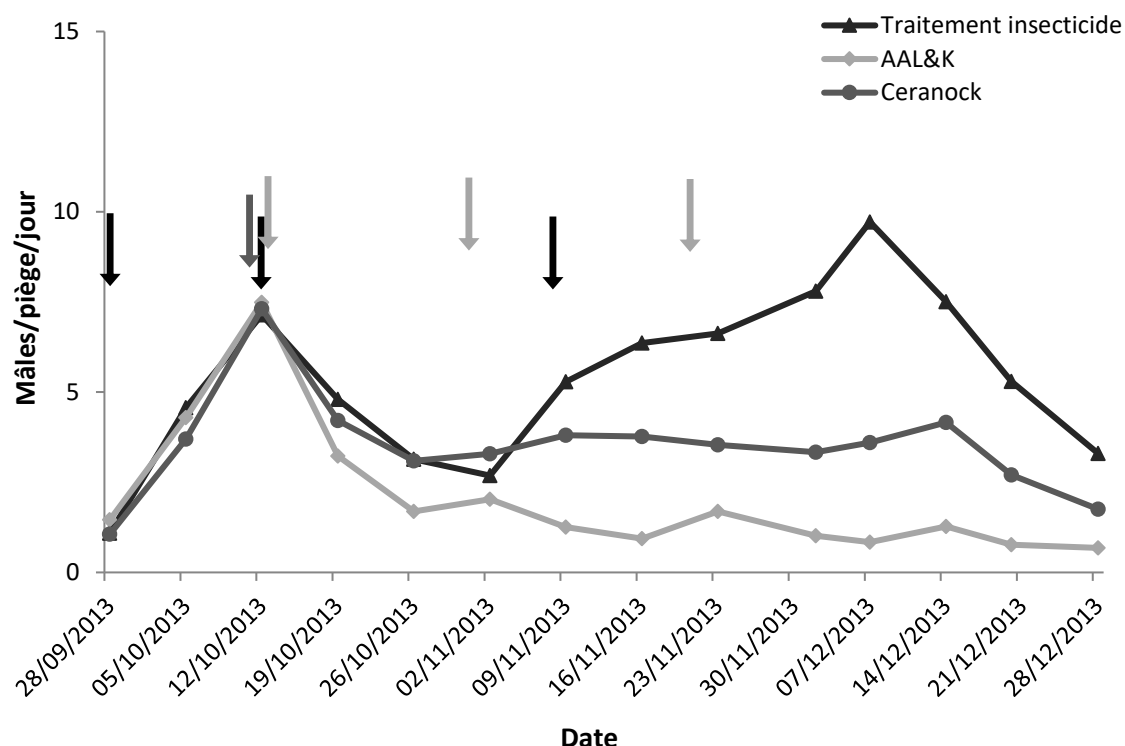


**Figure 23.** Nombre des mâles de *C. capitata* (moyenne  $\pm$ SE) capturés dans les pièges Mc-Phail® par jour dans les vergers de pêcheurs traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers de pêcheurs traités conventionnellement par des insecticides dans les trois zones expérimentales. (a) Alelcha, (b) Ouardanine, (c) Morneg. La couleur des flèches correspond au trois traitements.

Dans les vergers d'agrumes, l'abondance des mâles de *C. capitata* était significativement différente entre les traitements ( $F_{2,8}=357.6$ ,  $P<0.001$ ) (Figure 24). En effet, l'effectif des mâles capturés dans les pièges à trimedlure était significativement similaire entre les traitements avant le 12 octobre 2013 alors qu'une différence significative entre les traitements a été détectée à partir de la date d'application des traitements avec le bait station Ceranock® et AAL&K® dans les vergers ( $Dev_{2,176}=358.40$ ,  $P<0.001$ ). L'effet de date sur l'abondance de *C. capitata* ainsi que l'interaction entre la date et les traitements étaient significatifs ( $Dev_{11,165}=1426.47$ ,  $P<0.001$ ,  $Dev_{22,143}=387.21$ ,  $P<0.001$ , respectivement).

La population imaginale la plus faible de *C. capitata* a été enregistrée dans les vergers d'agrumes recevant le traitement AAL&K®, suivi par ceux traités par Ceranock®. En effet, l'abondance des adultes de *C. capitata* a décrit un pic important le 12 octobre 2013 avec 7.14, 7.31 et 9.72 adultes par piège par jour, respectivement, dans les vergers traités par Ceranock®, AAL&K® et insecticides en application d'appât par voie aérienne. Une semaine plus tard, l'effectif des mâles capturés dans les pièges à trimedlure a diminué régulièrement sous l'effet des traitements effectués le 12 octobre 2013. Le niveau des populations adulte de *C. capitata* est resté au-dessous du seuil économique dans les vergers d'agrumes traités par le bait station AAL&K® alors qu'il était d'environ 4 mâles/pièges/jour dans les vergers traités par le Ceranock®. Dans les vergers traités par le Malathion, la population de *C. capitata* était très importante et a décrit un deuxième pic le 07 décembre 2016 pour diminuer progressivement tout en restant au-dessus du seuil économique à la fin des observations.

Durant la période de suivi, les dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station ont provoqué la diminution du niveau de la population de *C. capitata* respectivement trois et six fois comparativement aux traitements chimiques dans les vergers d'agrumes.



**Figure 24.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne  $\pm$ SE) capturés par piège Mc-Phail® par jour dans les vergers d'agrumes traités par les deux dispositifs de bait stations AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers d'agrumes traités par des insecticides dans la zone expérimentale de Grombalia. La couleur des flèches correspond au trois traitements.

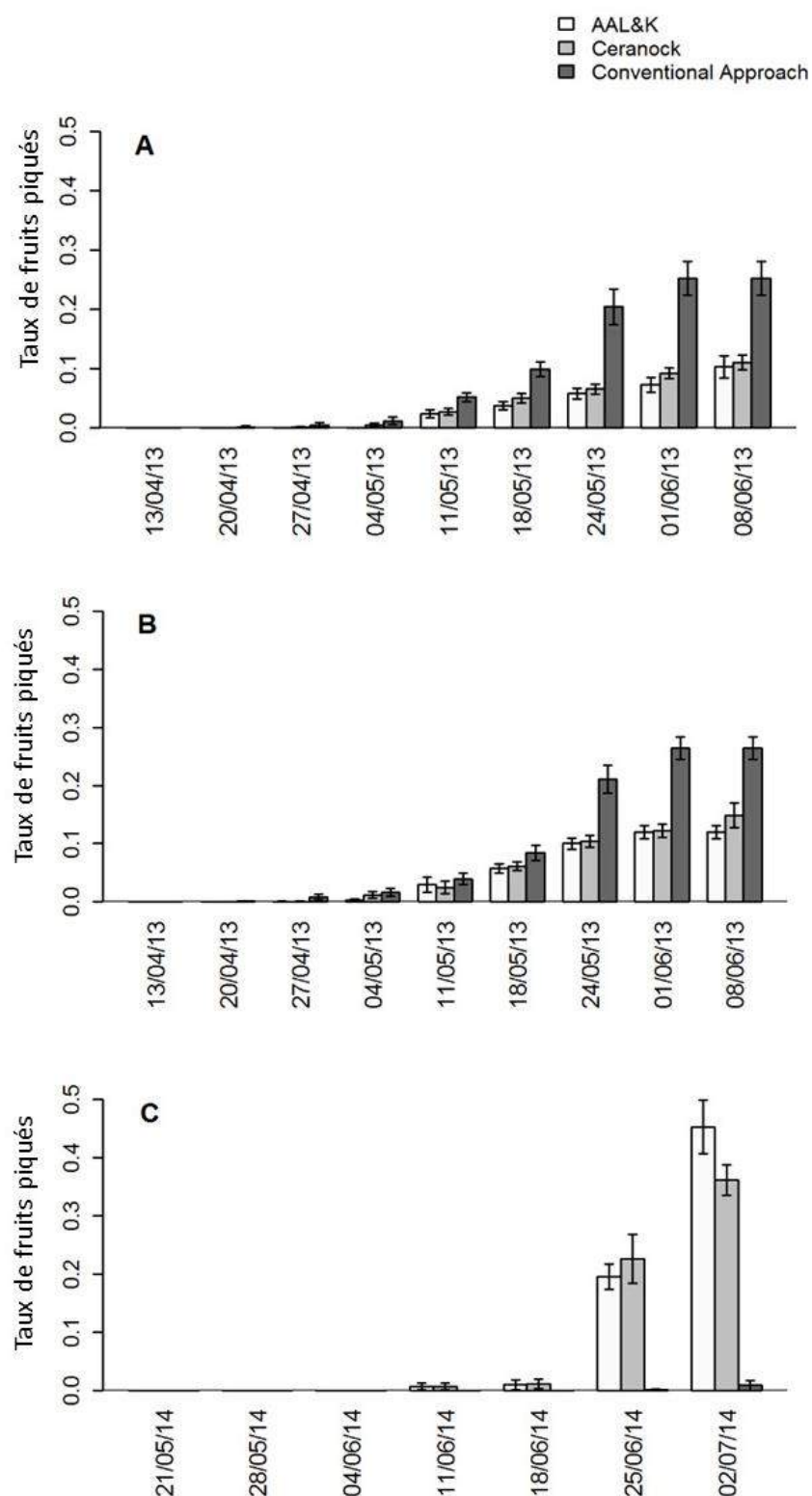
### 3.2. Suivi de l'évolution des dégâts sur fruits

Dans les vergers de pêchers, le nombre de fruits piqués étaient significativement différents entre les traitements et les dates d'observations dans la zone expérimentale de Alelcha ( $Dev_{2, 537} = 439.44$ ,  $P < 0.001$ ;  $Dev_{14, 529} = 2601.49$ ,  $P < 0.001$ , respectivement), Ouardanine ( $Dev_{2, 537} = 779.00$ ,  $P < 0.001$ ;  $Dev_{14, 529} = 2601.49$ ,  $P < 0.001$ , respectivement) et Morneg ( $Dev_{2, 207} = 1275.50$ ,  $P < 0.001$ ;  $Dev_{8, 201} = 3777.40$ ,  $P < 0.001$ , respectivement). L'interaction entre les traitements et les dates d'observations était significative dans la zone expérimentale de Morneg ( $Dev_{16, 189} = 15.60$ ,  $P < 0.001$ ) alors qu'elle n'était pas significative dans les deux autres zones expérimentales (Figure 25).

Dans les vergers de pêchers à Alelcha et Ouardanine, le nombre de fruits piqués était quasi-nul à la première date observation jusqu'au 17 avril 2013. À cette date, la première pique a été détectée dans les vergers traités conventionnellement mais une semaine plus tard dans les vergers munis par les dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station. Ce taux de fruits piqués a augmenté progressivement pour atteindre son maximum vers le 08 juin 2013

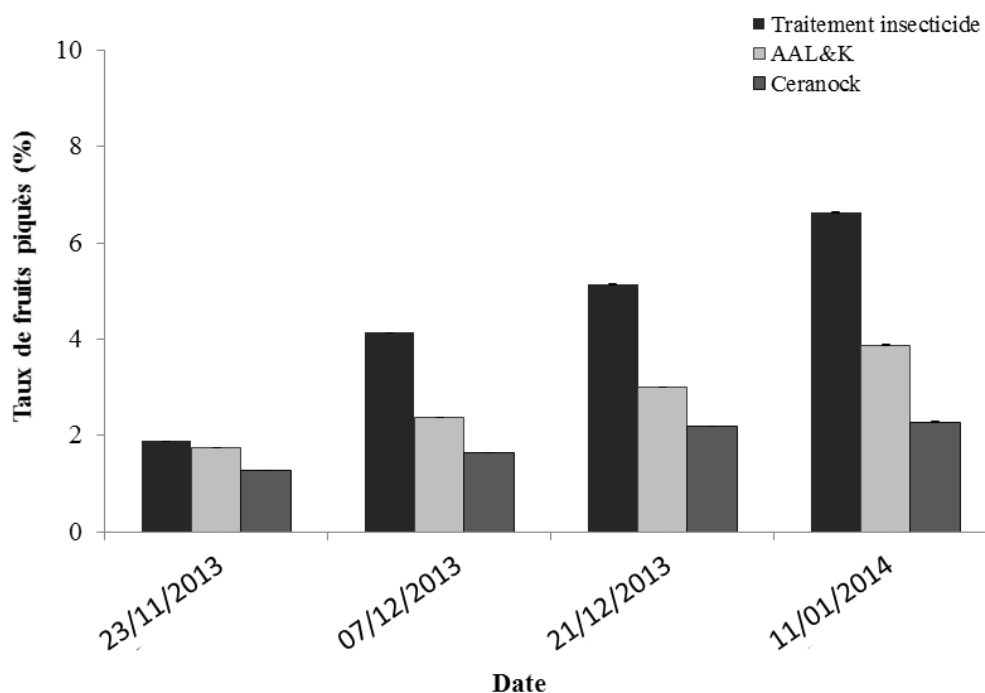
dans les différents vergers. A la récolte, le taux de fruits piqués était deux fois plus faible dans les vergers traités par les dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station que dans les vergers traités conventionnellement avec les insecticides organophosphorés et pyréthroïdes.

Dans la zone expérimentale de Morneg (Figure 25), les résultats recueillis dévoilent un taux de piqûre nul avant le 11 juin 2013 dans tous les vergers. Au-delà, le taux de piqûres a augmenté brusquement dans les vergers traités par Ceranock® et AAL&K® alors que les premières piqures dans le verger traité chimiquement ont été enregistrées vers la fin de la récolte. Le taux de fruits piqués était nettement plus important dans les vergers traités par Ceranock® et AAL&K® respectivement avec une moyenne de l'ordre de 45.28% et 36.15% que dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides où le taux de fruits piqués ne dépasse pas 1%.



**Figure 25.** Taux des fruits piqués (moyenne  $\pm$  SE) par les femelles de *C. capitata* dans les vergers de pêchers traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers de pêchers traités conventionnellement par des insecticides dans les trois zones expérimentales. (a) Alelcha, (b) Ouardanine, (c) Morneg.

Dans les vergers d'agrumes (Figure 26), le taux de fruits piqués a augmenté progressivement en fonction de la date dans les vergers traités par Ceranock ( $P < 0.001$ ), AAL&K ( $P < 0.001$ ) et les insecticides ( $P < 0.001$ ). Le taux de fruits piqués n'était pas significativement différent entre les traitements pour les trois dates d'observations qui ont été effectués le 02 novembre ( $P = 0.118$ ), le 16 novembre ( $P = 0.096$ ) et le 07 décembre 2013 ( $P = 0.089$ ) alors qu'une différence significative a été détectée seulement pendant la dernière date d'observation, le 28 décembre 2013 ( $P = 0.0015$ ) qui correspond au début de la récolte. Les résultats obtenus dans les vergers d'agrumes suite au suivi du nombre de fruits attaqués par la femelle de *C. capitata* ont révélé un taux d'infestation nul avant le 21 mai 2014. À partir de la troisième semaine du mois de mai, le taux de fruits piqués a augmenté progressivement pour atteindre son maximum vers le début de la récolte (28 décembre 2013). À cette date, le taux de fruits piqués le plus faible a été enregistré dans les vergers d'agrumes traités par le bait station AAL&K® suivi par ceux des vergers traités par Ceranock® avec respectivement des taux de l'ordre de 2.3 et 4.1 % alors que le taux de fruits piqués dans le verger traité par les insecticides était de l'ordre de 6.62 %.



**Figure 26.** Taux de fruits piqués (moyenne  $\pm$  SE) par les femelles de *C. capitata* dans les vergers d'agrumes traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers d'agrumes traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Grombalia.

### **3.3. Effet du bait station sur l'abondance des insectes non cibles**

L'abondance des différentes familles d'insectes non cibles n'était pas significativement différente entre les vergers avant le 04 mars 2013, qui correspond à l'échantillonnage précédant l'application des différents traitements ; Ceranock®, AAL&K® et insecticides conventionnels. En revanche, l'abondance des différentes familles d'insectes non cibles étudiées était significativement différentes entre les parcelles après l'application de différents traitements ( $P < 0.001$ ).

L'abondance des chrysopes (Figures 27 et 28) n'était pas significativement différente entre les trois traitements avant l'application de différents traitements. Une semaine plus tard (le 20 avril 2013), le nombre de chrysopes était significativement différent entre les trois modalités de traitements (Ceranock®, AAL&K® et traitement chimique) à Alelcha ( $P < 0.001$ ) et Ouardanine ( $P < 0.001$ ) et entre les dates d'échantillonnage. L'abondance des chrysopes était plus importante dans les vergers traités avec le bait station Ceranock® ou AAL&K® que dans les vergers traités avec les insecticides conventionnels dans les zones expérimentales de Alelcha et Ouardanine.

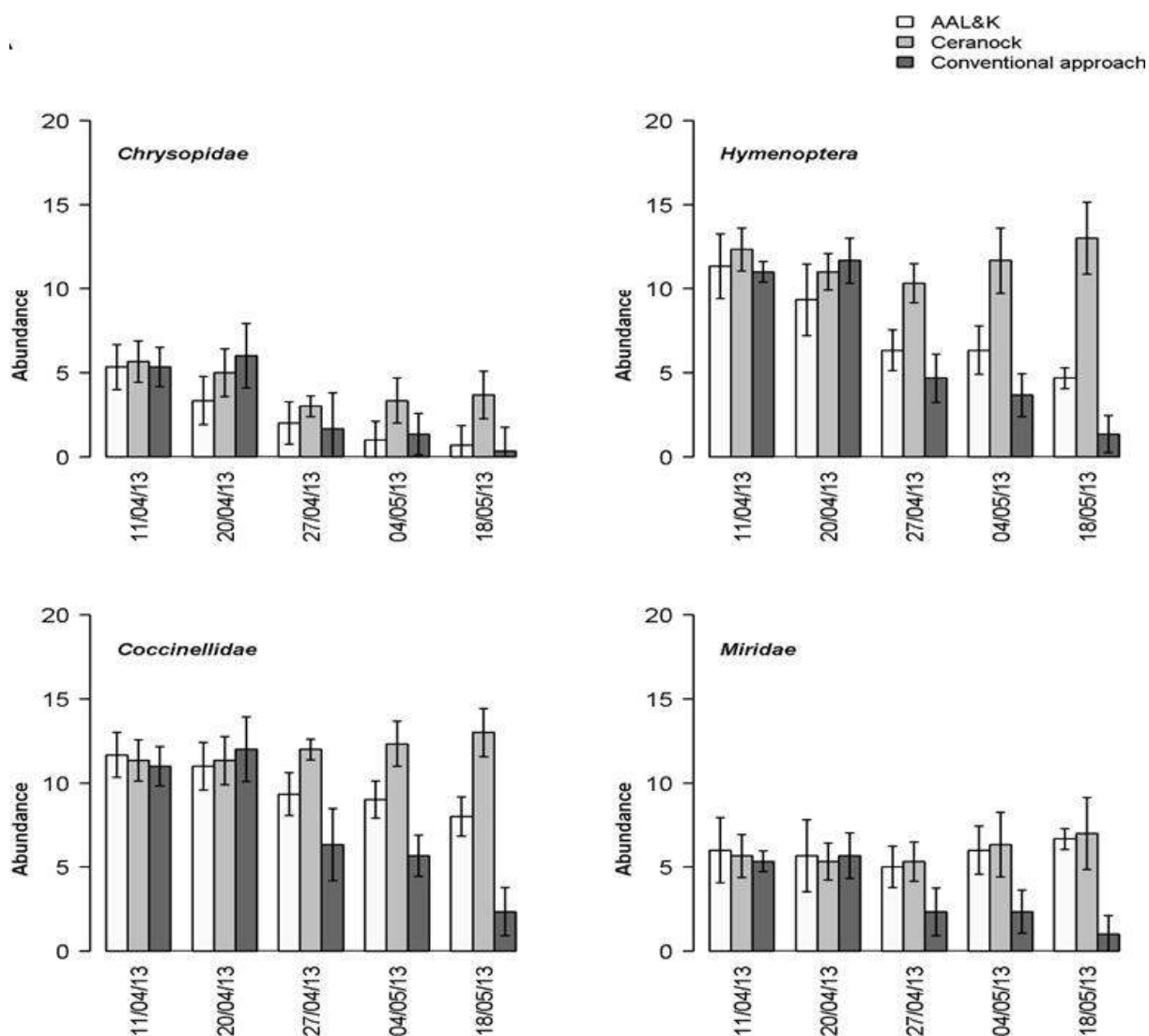
L'abondance des coccinelles était significativement différente entre les trois modalités de traitements dans les zones expérimentales de Alelcha ( $P = 0.0021$ ) et de Ouardanine ( $P < 0.001$ ) et entre les dates d'échantillonnage. L'interaction était significative entre ces deux paramètres. Avant la mise en place des différents traitements, l'abondance des coccinelles n'était pas significativement différente entre les trois vergers. Au-delà du 20 avril 2013, en appliquant les traitements, le nombre de coccinelles était significativement plus important dans les vergers traités avec le Ceranock® et le AAL&K® que dans les vergers traités avec les insecticides organophosphorés et pyréthroïdes dans les régions de Alelecha et de Ouardanine (Figures 27 et 28).

L'abondance des mérides n'était pas significativement différente entre les vergers traités par les dispositifs de bait station (Ceranock® et AAL&K®) et par les insecticides. Une semaine après l'application des traitements, l'abondance des mérides était significativement ( $P = 0.012$ ) plus élevée dans les vergers traités par les dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station que dans les vergers traités par les insecticides (Figures 27 et 28). L'évolution en fonction du temps de la population des mérides dans les trois traitements montre que le nombre de mérides a diminué sous l'effet de l'application des traitements chimiques par des

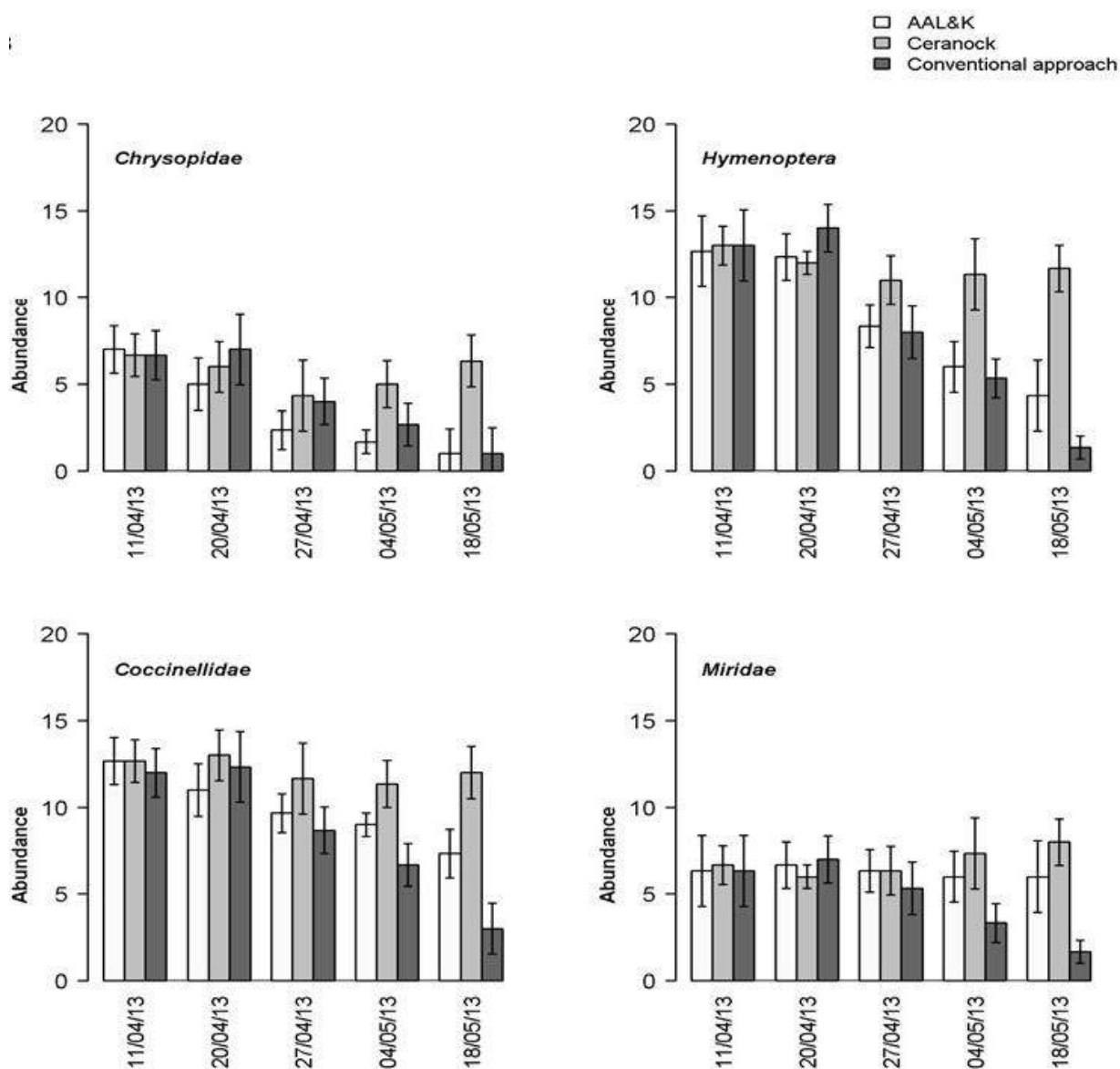


organophosphorés et pyréthroïdes. Le nombre de mérides n'était pas significativement différent entre les vergers pourvus des dispositifs Ceranock® et AAL&K® et entre les dates dans les zones expérimentales de Alelcha et Ouardinine.

Le niveau de la population des hyménoptères n'était pas significativement différent entre les trois traitements durant la première date d'observation. À partir du 27 avril 2013, soit une semaine après l'application des traitements (Ceranock®, AAL&K® et les applications insecticides), la population des hyménoptères était significativement différente entre les trois traitements dans les zones expérimentales de Alelcha ( $P=0.0141$ ) et de Ouardinine ( $P=0.0176$ ). En effet, l'abondance des hyménoptères était significativement différente entre les dates dans les deux zones expérimentales. En outre, cette population était plus abondante dans les vergers traités par Ceranock® que ceux traités par AAL&K® d'une part, et elle est trois fois plus importante dans les vergers protégés par le système AAL&K® que dans ceux traités conventionnellement, d'autre part (Figures 27 et 28).



**Figure 27.** Abondance des chrysopes, coccinelles, hyménoptères et mérides (moyenne  $\pm$ SE) dans les vergers traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Alelcha.



**Figure 28.** Abondance des chrysopes, coccinelles, hyménoptères, et méridés (moyenne  $\pm$ SE) dans les vergers traités par les deux dispositifs de bait station AAL&K® et Ceranock® et dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides dans la zone expérimentale de Ouardanine.

#### 4. Discussion

Le système de bait station de la technique attract-and-kill a été testé durant cette étude contre *C. capitata* dans différentes cultures et différentes régions de la Tunisie. Les résultats ont montré que les deux dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station assurent une bonne protection des fruits de pêchers et d'agrumes seulement dans le cas où le niveau de la population est faible. Les deux dispositifs de bait station ont permis une réduction du niveau

de la population de *C. capitata* dans les vergers et souvent une réduction du nombre de fruits piqués.

Dans les vergers de pêchers des zones expérimentales de Ouardanine et de Alelecha, le niveau de la population de *C. capitata* était faible (0.075 individus par piège par jour) au début des observations sous l'effet des traitements (Ceranock®, AAL&K® et insecticides) effectués pendant cette période. La population adulte de *C. capitata* a augmenté progressivement (10.93 individus par piège par jour) avec l'augmentation de la température et la réceptivité des fruits, et il a diminué vers la fin de la récolte jusqu'à 0.91 individus par piège par jour. Cette réduction est la conséquence de l'absence des fruits sur les arbres de pêchers (fin de la récolte) ainsi que d'autres fruits hôtes dans les vergers d'études. La température et le stade phénologique des fruits sont par exemple des déterminants importants du niveau de la population des mouches des fruits (Martínez-Ferrer *et al.* 2006; Martínez-Ferrer *et al.* 2010).

Dans les vergers de pêchers dans la zone expérimentale de Morneg, le niveau de la population de *C. capitata* était faible jusqu'à la première semaine de juin. Le nombre d'adultes de *C. capitata* a resté faible dans les vergers traités par des insecticides organophosphorés montrant ainsi l'efficacité des traitements chimiques effectués contre ce ravageur. Le niveau des captures a augmenté progressivement dans les vergers traités par la technique attract-and-kill en dépassant le seuil économique bien que des traitements par les dispositifs Ceranock® et AAL&K® ont été appliqués durant cette période montrant ainsi l'inefficacité de cette technique dans la gestion des populations élevées de ce ravageur. Le niveau des populations de *C. capitata* a augmenté avec l'augmentation de la température (29°C) et la présence d'autres fruits hôtes comme la figue et la figue de barbarie dans les zones d'étude à proximité de nos vergers expérimentaux. La population de *C. capitata* est fortement influencée par la température et par la présence des autres fruits hôtes (Israely *et al.* 1997; Alemany *et al.* 2004; Campos *et al.* 2007). Ainsi, le nombre faible de *C. capitata* observé sous les conditions de la Tunisie durant les mois de mars, avril et mai peut expliquer l'efficacité de la technique attract-and-kill dans les vergers de pêchers précoces. Des résultats similaires ont été montrés par Bouagga *et al.* (2014), qui ont rapporté que l'utilisation des dispositifs Ceranock® de bait station réduit de sept fois le taux de fruits endommagés comparé à un témoin non traité.

Dans les trois vergers d'agrumes, le niveau de la population de *C. capitata* était faible pour augmenter progressivement avec l'augmentation du taux des fruits mûrs de la variété

« Washington navel » pour atteindre un pic de l'ordre de 6 mâles par piège par jour en moyenne. Cet accroissement a nécessité le déclenchement d'un traitement le jour même dans les trois vergers d'étude dans le but de protéger la récolte. En conséquence, le niveau de la population a baissé dans les vergers traités par Ceranock®, AAL&K® et chimiquement. Dans le verger traité par AAL&K®, le niveau de la population de *C. capitata* a diminué à chaque fois que le traitement est appliqué pour augmenter à nouveau trois semaines plus tard, montrant ainsi que l'efficacité de ce bait station ne dure pas plus de trois semaines sous les conditions de la Tunisie et non pas quatre semaines comme il est recommandé par la société. Dans les vergers recevant le traitement chimique, le niveau de la population a augmenté deux semaines après l'application du traitement, ce qui a nécessité une deuxième pulvérisation insecticide qui n'était pas efficace dans la réduction de la population imaginale de *C. capitata*.

Ces résultats obtenus montrent l'efficacité des dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station dans la gestion de la population de *C. capitata* dans les vergers à faible densité du ravageur sous les conditions de la Tunisie. Khalaf *et al.* (2013) ont montré que l'utilisation de Ceranock® diminue significativement le niveau de la population de *C. capitata* et le taux d'infestation des fruits dans les vergers d'abricotiers précoces. D'autres systèmes de la technique attract-and-kill ont été montrés pour être efficace contre *C. capitata* et d'autres espèces de mouches des fruits dans différents pays comme le système Magnet-Med® et le prototype L&K en Espagne (Navarro-Llopis *et al.* 2013; Navarro-Llopis *et al.* 2015) et le GF-120 aux USA (Prokopy *et al.* 2000). Il serait utile donc, de tester ces systèmes dans les vergers d'agrumes, pêchers et abricotiers en Tunisie. Dans les vergers de pêchers précoces, cette étude a montré que le taux de fruits endommagés était deux fois plus faible dans les vergers traités par le bait station (Ceranock® et AAL&K®) que dans les vergers traités conventionnellement par des insecticides organophosphorés. Des études précédentes ont rapporté également que la technique attract-and-kill est plus efficace que l'utilisation des insecticides conventionnels dans la lutte contre *B. zonata* dans les vergers de manguiers (Temerak *et al.* 2012) et contre *C. capitata* dans les vergers d'agrumes (Navarro-Llopis *et al.* 2010).

La faible efficacité de la technique attract-and-kill sous une forte densité du ravageur a été préalablement rapportée (Downham *et al.* 1995; Lösel *et al.* 2000; Ebbinghaus *et al.* 2001). Ainsi, dans notre étude, la faible performance des dispositifs Ceranock® et AAL&K® en terme de réduction de la population imaginale de *C. capitata* et de réduction du taux de fruits piqués dans les vergers de pêchers de saison suggère l'augmentation de la densité de ces

dispositifs vers les 4000 gouttes et 500 dispositifs / ha respectivement, ce qui peut être la solution quand la population de *C. capitata* est très élevée. La performance des dispositifs Ceranock® et AAL&K® peut être améliorée par l'installation de ces dispositifs plus tôt dans la saison pour éviter l'accroissement de la population de *C. capitata* plus tard dans la saison. Un traitement avec un insecticide conventionnel comme le Spinosad au début de la saison dans les parcelles de pêcher de saison peut être efficace puisque dans le cas de notre étude où le bait station a montré son échec, le traitement insecticide était appliqué le 19 mars 2014 alors que les bait stations étaient installés deux mois plus tard. Si on applique le bait station au début de la saison, la durée de vie de chaque dispositif devrait être respectée.

En plus de contrôler efficacement la population et les dégâts causés par *C. capitata*, les dispositifs bait station de la technique attract-and-kill étaient moins nocifs pour les insectes non cibles que les insecticides conventionnels. Les chrysopes, les coccinelles, les mérides et les hyménoptères étaient significativement plus abondants dans les vergers traités par les dispositifs Ceranock® et AAL&K® de bait station que dans les vergers traités par les insecticides organophosphorés. Ces résultats peuvent être expliqués par l'absence de traitements insecticides par des organophosphorés dans les vergers traités par le bait station. Les insecticides organophosphorés sont connus par leurs effets négatifs sur les insectes non cibles y compris la faune auxiliaire utile (Chang *et al.* 2013). Dans une lutte conventionnelle, basée principalement sur la pulvérisation d'insecticides à large spectre, les insectes non cibles sont exposés à l'effet nocif de la matière active directement par contact ou bien indirectement par ingestion de la proie contaminée (Bostanian *et al.* 2009). Dans la technique attract-and-kill, l'utilisation de l'insecticide est limitée uniquement aux dispositifs traités. En conséquence, les dispositifs bait station de la technique attract-and-kill possèdent des effets létaux et sublétaux minimaux sur les insectes non cibles. Additionner une phéromone à la formulation de l'attractif dans les dispositifs bait station permet d'augmenter la sélectivité (Katsoyannos *et al.* 1999) et maximiser le nombre de mouches attirées ainsi que la durée de vie des diffuseurs (dispositifs) (Navarro-Llopis *et al.* 2008).

## **Chapitre 4 : Gestion des populations de *Ceratitis capitata* (Diptera : Tephritidae) par le piégeage de masse dans les oasis tunisiennes sur différentes cultures fruitières**

Ce travail a été effectué dans les oasis de Gafsa localisées dans le Sud-Ouest de la Tunisie. Cette région se caractérise par une importante biodiversité végétale et animale. Durant ces dernières années, *C. capitata* a causé des dégâts importants dans cette région et les agriculteurs ont augmenté les doses d'insecticides homologués et le nombre de traitements. Un essai d'implantation de pièges à attractif alimentaire connu sous le nom de Ceratrap a été effectué.

### **1. Matériel et méthodes**

#### **1.1. Vergers expérimentaux**

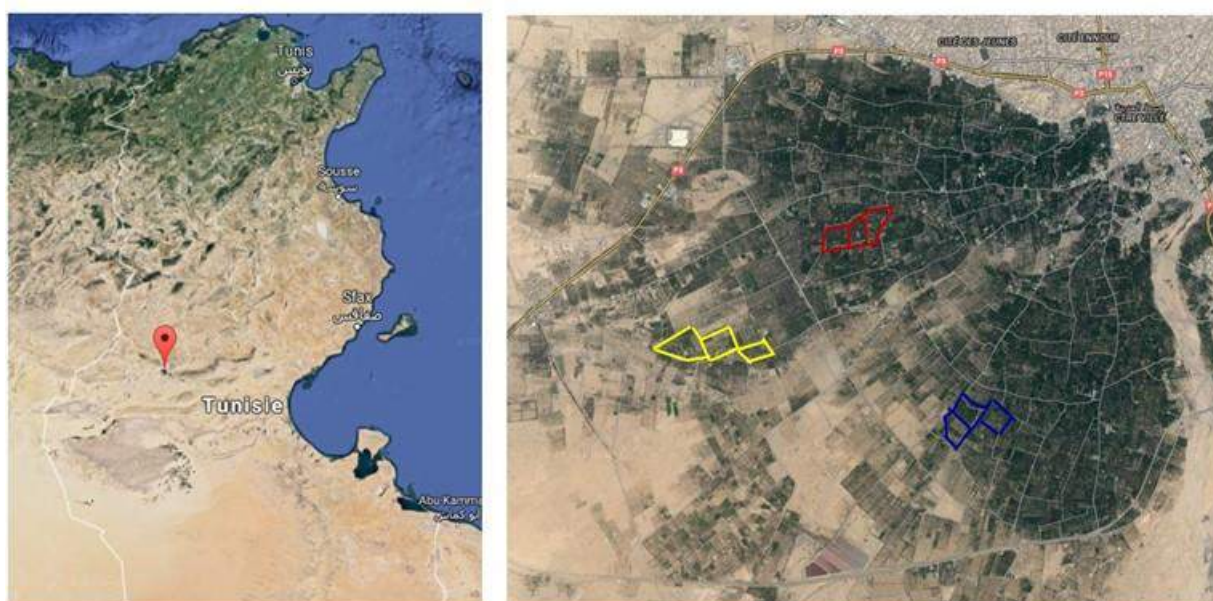
Les vergers expérimentaux sont situés dans les oasis de la région continentale de la Tunisie appartenant au gouvernorat de Gafsa (Sud-Ouest de la Tunisie) (Figure 29). La région est caractérisée par un climat chaud et sec. Les essais ont été menés sur trois cultures fruitières ; agrumes, abricotiers et figuiers, représentant les principaux fruits hôtes sur lesquels *C. capitata* a causé des dégâts importants durant ces dernières années. Ces fruits se caractérisent par une maturité chevauchante (Tableau 5) assurant ainsi la maintenance des populations de *C. capitata* durant toute l'année dans cette région.

Pour chaque culture fruitière (agrumes, abricotiers et figuier), trois vergers d'un hectare de superficie chacun ont été choisis. Les trois vergers d'agrumes étaient constitués d'un mélange variétal entre les variétés W. navel et Maltaise sur lesquelles les essais ont été effectués. Le propriétaire de ces vergers a indiqué que le taux de perte de l'année précédente était de l'ordre de 30% sur les fruits de la variété W. navel et de l'ordre de 10% sur les fruits de la variété Maltaise et qu'il avait effectué 3 traitements insecticides.

La variété « Bargoug » était utilisée dans les trois vergers d'abricotiers ; il s'agit d'une variété à maturité précoce dont les fruits sont destinés essentiellement pour le séchage. Le taux de perte enregistré l'année précédente était d'environ de 20% bien que les vergers ont été traités deux fois par des insecticides conventionnels.

Les trois vergers de figuiers étaient constitués d'un mélange variétal entre les variétés « Bifere » et « Saoudi ». Les agriculteurs avaient signalé que les pertes enregistrées l'année

précédente était d'environ de 50%. Aucun traitement insecticide sur figuiers n'est généralement appliqué.



**Figure 29.** Localisation géographique des différents biotopes expérimentaux dans la région du Gafsa. Bleu : Vergers d'agrumes, jaune : vergers d'abricotiers, et rouge : vergers des figuiers (Google earth 2016).

**Tableau 5.** Principaux fruits hôtes de *C. capitata* en Tunisie et époques de fructification (Driouchi 1990).

Plantes hôtes	Oct	Nov	Dec	Jan	Fev	Mar	Avr	Mai	Juin	Juil	Aout	Sep
Clémentine												
Orange												
Bigaradier												
Néflier de Japon												
Abricoteir												
Prunier												
Pêchier												
Figuier												
Pommier												
Poirier												
Figue de barbarie												



## **1.2. Traitements : piégeage de masse**

Au cours de cet essai, un piège à attractif alimentaire liquide Ceratrap® (Bioiberica, Espagne) a été évalué contre *C. capitata* dans les vergers d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers. Ce piège a testé en Tunisie dans différents vergers d'agrumes sous différents modes de conduite (biologique, conventionnel et IPM) et il a été montré efficace dans la lutte contre *C. capitata* comme il est faiblement toxique pour la faune auxiliaire utile (Hafsi *et al.* 2015b). Ce piège est une bouteille en plastique transparent avec une bande de couleur jaune tenue par 5 perforations pour faciliter l'entrée des mouches. Chaque bouteille contient 250 à 350 ml d'une solution liquide composée principalement d'hydrolysate de protéines à la concentration de 5.5%. Ces pièges ont été recommandés à la densité de 80 pièges par hectare avec une durée de vie de 3 mois (Bioiberica, Espagne).

### **4.1. Suivi des populations adultes de *C. capitata***

Le suivi de l'évolution de la population de *C. capitata* est déterminé à l'aide de pièges McPhail® appâtés avec une solution composée de 66% de la para-phéromone « Trimedlure » et 33% de DDVP. Ces pièges ont été installés à raison de 5 pièges par verger expérimental entre 14 octobre et 26 décembre 2014 dans les parcelles d'agrumes, entre 19 mars et 16 juin 2015 dans les parcelles d'abricotiers et entre le 12 juin et le 22 août 2015 dans les parcelles de figuiers.

### **1.3. Évaluation du taux de fruits piqués**

Sur agrumes, l'évaluation du taux de fruits piqués a été appréciée sur dix arbres de la variété W. navel et dix arbres de la variété Maltaise. Pour ce faire, 20 fruits par orientation et par arbre ont été marqués et examinés. Dans les vergers d'abricotiers et de figuiers, l'évaluation du taux de fruits piqués a été effectuée au moment de la récolte pour deux dates différentes sur un ensemble de 2400 fruits pour l'abricotier et 800 fruits pour le figuier pour chaque date d'observation. Le nombre de piqûres par fruit marqué a été noté hebdomadairement. Le taux de fruits piqués a été calculé comme étant le nombre des fruits avec au moins une piqûre par rapport à l'ensemble des fruits examinés par arbre.

### **1.4. Contrôle de la qualité des pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap®**

L'efficacité des pièges Ceratrap® peut être estimée à partir de la moyenne des captures de l'insecte cible et à partir de la sélectivité de la substance attractive vers les insectes non cibles.

Le contenu des pièges appâtés par l'attractif alimentaire liquide Ceratrap® a été examiné chaque mois. Les insectes capturés dans les pièges ont été classés par famille et le nombre de femelles et de mâles de *C. capitata* ainsi que le nombre d'insectes appartenant aux autres familles ont été notés pour chaque piège.

## 2. Analyses statistiques

La population de *C. capitata* piégée avec les pièges Mc-Phail a été analysée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec la loi de Poisson (Log link) en fonction de la culture (agrumes, abricotiers et figuiers) et la date. Ensuite, nous avons comparé la courbe d'évolution de la capture des mâles en fonction du temps en calculant l'air sous la courbe (équivalent à l'AUDCP, *area under the disease progression curve*) pour chaque culture qui est par la suite analysée avec l'analyse de la variance (ANOVA).

Pour la culture d'agrumes, la quantité de fruits piqués a été analysée par un modèle linéaire généralisé (GLM) avec la loi binomiale (logit link) en fonction de la culture, de la variété, de la date et de l'interaction de ces facteurs. L'abondance des femelles et des mâles de *C. capitata* a été analysée par un GLM avec la loi de poisson (Log link) en fonction de la culture, de la date et de leur interaction.

## 3. Résultats

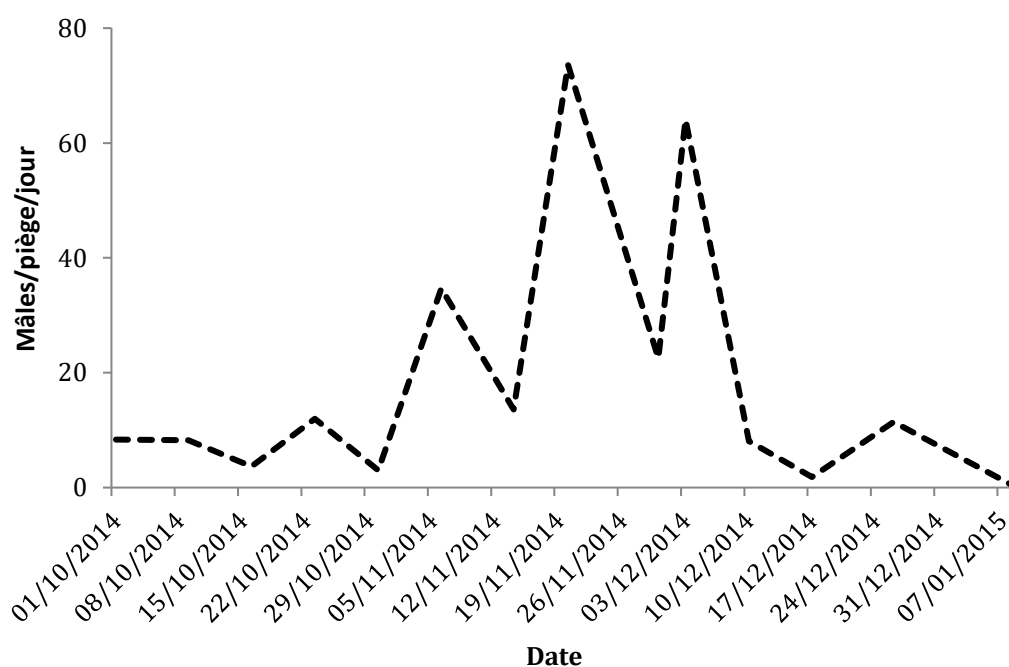
### 3.1. Abondance de *C. capitata*

L'abondance de la population de *C. capitata* dans les oasis de Gafsa était significativement différente entre les trois cultures fruitières (agrumes, abricotiers et figuiers) ( $\text{Dev}_{2, 272}=15683$ ,  $P<0.001$ ) et entre les dates ( $\text{Dev}_{36, 236}=4349$ ,  $P<0.001$ ). Le niveau de la population de *C. capitata* était significativement plus important dans les vergers d'agrumes que dans les vergers de figuiers et d'abricotiers.

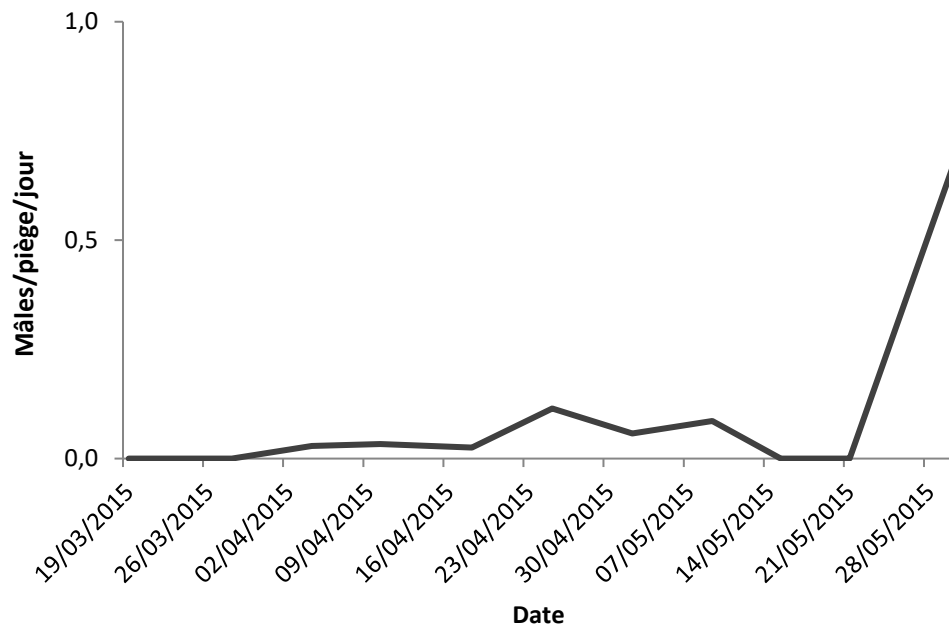
Dans les vergers d'agrumes (Figure 30), la population de *C. capitata* était faible dès le début de l'essai jusqu'au 15 octobre 2014, ce qui est attesté par un volume de capture ne dépassant pas 8 individus par piège par jour. Au-delà de ces dates, le niveau de capture des mâles de *C. capitata* a entamé une phase de fluctuation de relevé tout en restant élevé avec un maximum de 73.6 mâles par piège par jour enregistré vers le 20 novembre 2014. À partir de la première semaine du mois de décembre 2014, le nombre de mâles de *C. capitata* a diminué progressivement.

Dans les vergers d'abricotiers (Figure 31), le niveau de la population de *C. capitata* était quasi-nul entre le 07 janvier 2015 et le 31 mai 2016 et il a affiché une augmentation progressive vers la fin de la récolte.

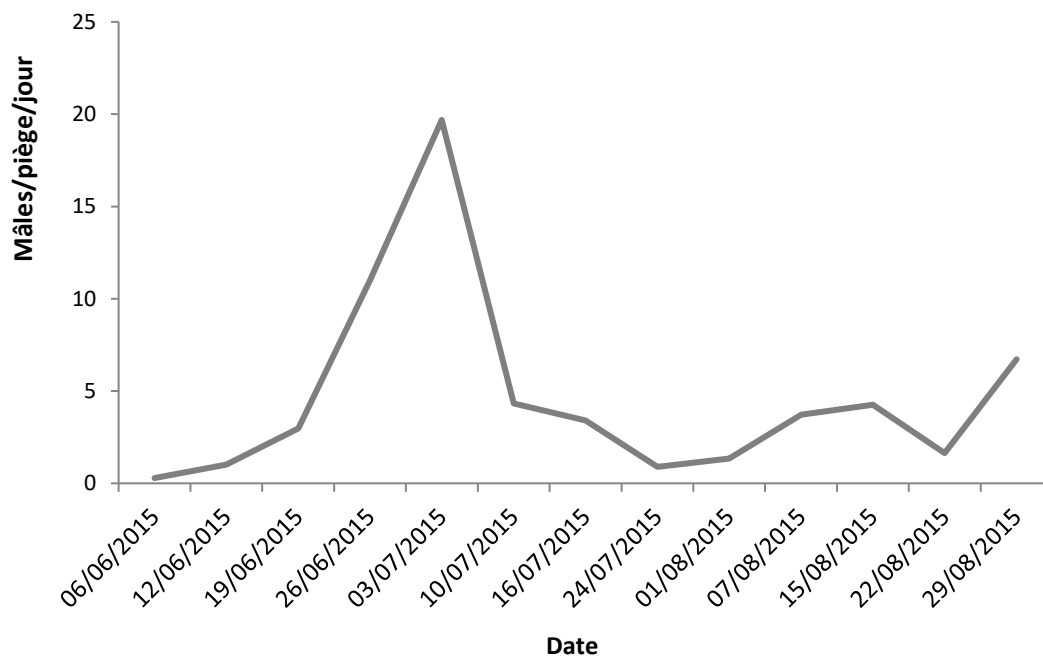
Dans les vergers de figuiers (Figure 32), la population de *C. capitata* était faible ne dépassant pas le seuil économique (3 mâles/piège/jour) jusqu'au 19 juin 2015. Au-delà de cette date, la population de *C. capitata* a augmenté progressivement pour enregistrer deux importants pics, le premier le 03 juillet 2015 avec une moyenne de l'ordre de 19.63 individus par piège par jour, le deuxième le 15 août 2015 avec 4.27 individus par piège par jour.



**Figure 30.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne  $\pm$  SE) capturés par piège Mc-Phail® par jour dans les vergers d'agrumes traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les oasis de Gafsa.

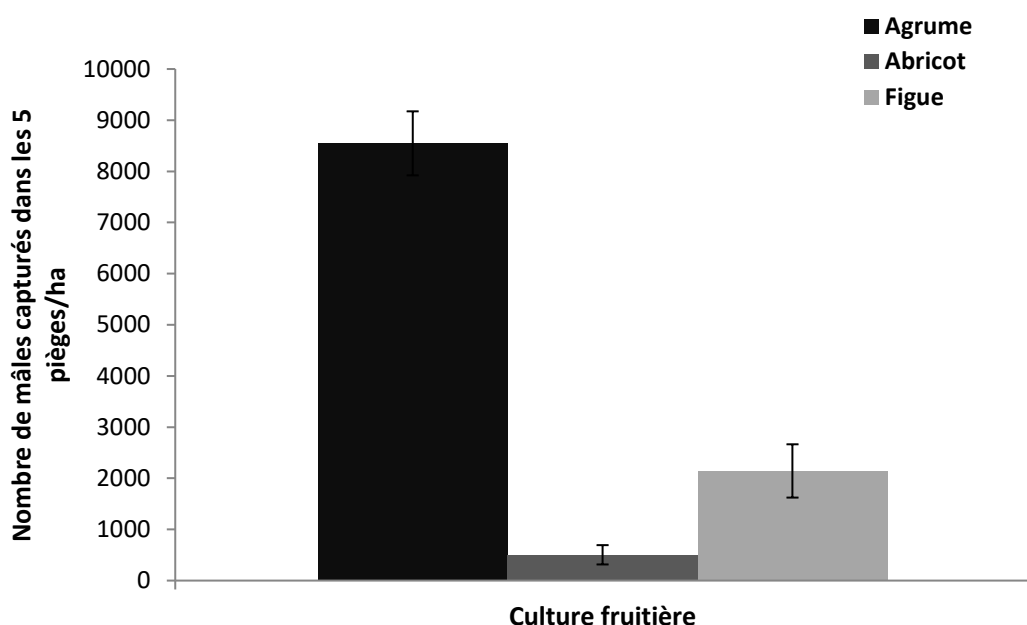


**Figure 31.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne  $\pm$  SE) capturés par piège Mc-Phail® par jour dans les vergers d'abricotiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les oasis de Gafsa.



**Figure 32.** Nombre de mâles de *C. capitata* (moyenne  $\pm$  SE) capturés par piège Mc-Phail® par jour dans les vergers de figuiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les oasis de Gafsa.

La comparaison des volumes des mâles capturés dans les 5 pièges Mc-Phail® durant la période de suivi a montré que le niveau des populations de *C. capitata* était très important dans les vergers d'agrumes durant la période allant de 01 octobre 2014 jusqu'à 07 janvier 2015 avec une somme de 8500 mâles. Ce niveau était très faible dans les vergers d'abricotiers avec un nombre de 400 mâles enregistré entre le 13 mars 2015 et le 28 mai 2015, alors qu'il était de l'ordre 2000 mâles dans les vergers de figuiers durant la période allant de 06 juin 2015 jusqu'à 28 août 2015 (Figure 33).

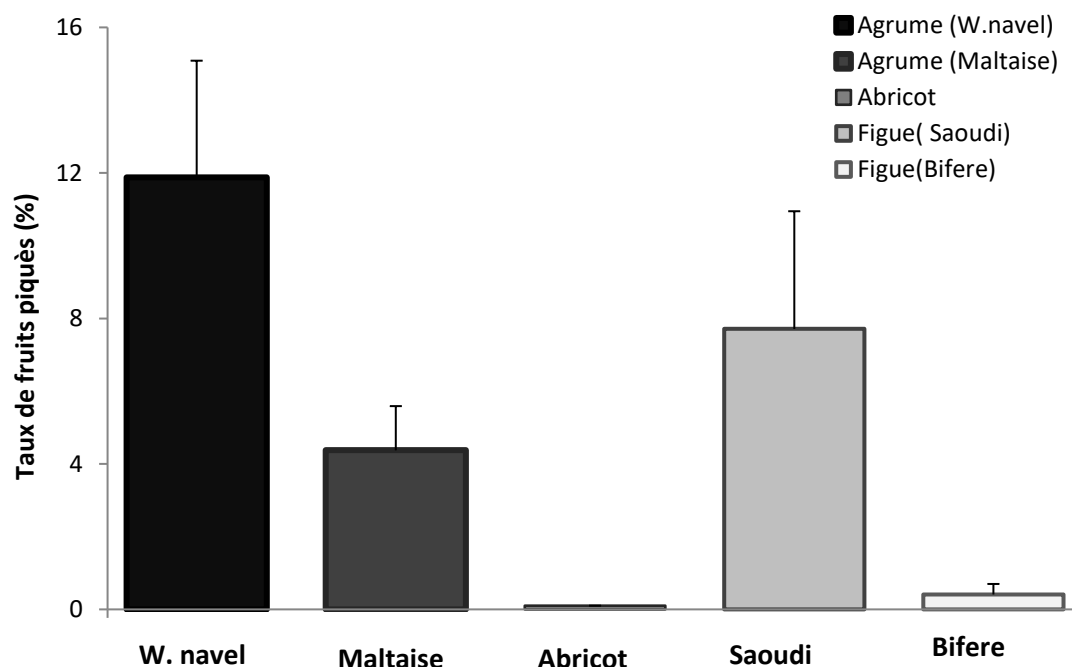


**Figure 33.** Abondance des mâles de *C. capitata* (somme  $\pm$ SE) capturés au niveau des pièges Mc-Phail® dans les vergers d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les oasis de Gafsa.

### 3.2. Suivi de l'évolution des dégâts sur fruits

Le taux de fruits piqués était significativement différent entre les trois cultures ( $Dev_{2, 240}=412$ ,  $P<0.001$ ), les dates ( $Dev_{3,187}=202$ ,  $P<0.001$ ). L'interaction entre date et variété n'était pas significative ( $Dev_{3,184}=200$ ,  $P=0.607$ ). Sur agrumes, le taux de fruits piqués était significativement ( $Dev_{1, 190}=234$ ,  $P<0.001$ ) plus élevé sur les fruits de la variété W. navel que sur les fruits de la Maltaise. Sur figues, le taux de fruits piqués était significativement différent entre les variétés ( $Dev_{1, 19}=42$ ,  $P<0.001$ ) où il était plus élevé sur les figues de la variété Saoudi (à maturité précoce) que sur la variété Bifère. En résumant, le taux de fruits

piqués était significativement plus faible sur abricots que sur figues de la variété Bifere et que sur agrumes de la variété maltaise et il était plus important sur les fruits d'agrumes de la variété W. navel (Figure 34).



**Figure 34.** Taux des fruits piqués (moyenne  $\pm$  SE) par les femelles de *C. capitata* dans les vergers d'agrumes (W. navel et Maltaise), abricotiers et figuiers (Saoudi et Bifère) traités par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les oasis de Gafsa.

### 3.3. Contenu des pièges

L'effectif de *C. capitata* était significativement différent entre le sexe (mâle et femelle) et les cultures fruitières (agrumes, abricot et figue) (Tableau 6). L'examen du contenu des pièges ainsi que les moyennes par piège à attractif alimentaire liquide Ceratrap® reflète un volume important de prises des adultes de *C. capitata* dans les vergers d'agrumes comparé aux autres vergers avec une très nette prédominance des femelles de cette mouche au cours de toute la durée du piégeage et dans les différents vergers.

**Tableau 6.** Contenu des pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans les vergers d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers dans les oasis de Gafsa.

Fruits	Dates	Femelles			Mâles		
		Total	%	Moyenne	Total	%	Moyenne
Agrumes	23/10/2014	68665	87.39	858.31	9907	12.61	123.84
	20/11/2014	41407	88.90	517.59	5170	11.10	64.62
	08/01/2015	24859	88.80	310.74	3136	11.20	39.2
Abricots	12/03/2015	785	80.78	9.82	171	19.22	2.13
Figues	30/06/2015	3169	84.32	39.61	589	15.68	7.36
	24/07/2015	564	79.21	7.05	148	20.79	1.85
	29/08/2015	689	70.37	8.61	290	29.63	3.63

#### 4. Discussion

Le piégeage de masse fournit une bonne protection des fruits d'agrumes, d'abricotiers et de figuiers sous différentes densités de la population de *C. capitata*. Le suivi de la population imaginale de *C. capitata* montre que cette dernière était faible et a augmenté avec l'apparition des fruits réceptifs dans le verger à cette époque de l'année. Le niveau de la population adulte capturée dans les pièges à trimedlure commence à diminuer vers la fin de la récolte à cause de l'absence d'autres espèces de fruits hôtes qui sont réceptifs dans les oasis de Gafsa vers le début du mois de janvier et en relation avec les conditions climatiques. Un mois plus tard, le suivi de la population de *C. capitata* dans les vergers d'abricotiers dans la même région montre que l'abondance des mâles de *C. capitata* reste toujours faible ne dépassant pas une moyenne de l'ordre de 1 mâle par piège par jour. Ceci pourrait être expliqué par plusieurs paramètres environnementaux qui peuvent contribuer d'une manière directe ou indirecte à la baisse du niveau de la population imaginale de *C. capitata* dont la température qui est le facteur le plus important (Vayssières *et al.* 2009; Martínez-Ferrer *et al.* 2010). En Tunisie,

durant la période hivernale, la température moyenne oscille entre un minimum moyen de 10° C et un maximum de 15°C, cependant selon Duyck et Quilici (2002) ces températures ne sont pas favorables au développement de *C. capitata*.

Le suivi de l'abondance des mâles de *C. capitata* dans les vergers de figuiers montre que la population de ce ravageur a enregistré deux pics correspondants respectivement à l'époque de maturité des figues des variétés Saoudi et Bifere. À partir du mois de juin, le niveau de la population imaginale commence à augmenter pour atteindre le premier pic vers le 03 juillet 2015, ce qui correspond à la période de maturité des fruits de figue de la variété Saoudi. Au-delà de cette date, le niveau de la population commence à diminuer progressivement coïncidant avec la fin de la récolte des fruits de figue de la variété Saoudi pour augmenter une deuxième fois tout en enregistrant un maximum de vers les 07 et 15 août 2015, ce qui correspond à la période de maturité des fruits de figue de la variété Bifère. À partir de cette période, le niveau de la population imaginale de *C. capitata* reste élevé (6 mâles/piège/jours), ce qui est en relation probablement avec la présence d'autres fruits d'été en maturité dans les vergers vu que les agriculteurs cultivent les cultures maraichères comme le piment qui est connu comme plante hôte pour *C. capitata* en Tunisie et dans autres régions. L'efficacité des pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap® dans la gestion de la population et les dégâts de *C. capitata* varie en fonction de la culture en question et qui est probablement en relation avec le niveau de la population imaginale enregistré dans le verger. Ceci a été confirmé par Vayssières *et al.* (2009).

L'utilisation de l'attractif alimentaire liquide Ceratrap® a permis de maintenir un taux de dégâts à un niveau acceptable pour les agriculteurs dans différentes cultures dans les oasis de Gafsa. Le taux de fruits piqués enregistrés sur les agrumes de la variété W. navel était de l'ordre de 12%, ce qui est acceptable pour les agriculteurs, vu qu'avec les traitements chimiques appliqués l'année précédente, le taux de perte était de l'ordre de 30% sur les fruits de cette variété. Ce taux peut encore être atténué avec l'adaptation d'une densité adéquate des pièges en fonction de la densité et du volume des arbres dans le verger d'agrumes. Les fruits de la variété maltaise ont subi un taux de piquûre faible, de l'ordre de 5% , ce qui reflète un contrôle presque parfait de la population de *C. capitata* par les pièges à attractif alimentaire liquide Ceratrap®. Ces résultats obtenus sont en concordance avec les résultats obtenus par Hafsi *et al.* (2015b) montrant l'efficacité de ce type de piège dans la réduction des niveaux de dégâts observés sur agrumes en assurant un taux de perte de 12 et 4% respectivement sur W. navel et Maltaise dans un verger conduit selon le mode IPM (Integrated Pest Management).



Il paraît évident que les fruits de la variété W. navel sont plus sensibles aux piqûres de *C. capitata* que ceux de la variété Maltaise et également les fruits de figuiers de la variété Saoudi sont plus sensibles aux piqûres de *C. capitata* que ceux de la variété Bifere, alors que les fruits d'abricotiers de la variété « bargoug » qui sont caractérisés par un faible taux de sucre sont les moins sensibles. Cette différence de sensibilité est remarquable et elle est liée probablement à la préférence des femelles et les performances de larves de *C. capitata*, vu que les performances larvaires des mouches des fruits varient considérablement entre les différents fruits hôtes en relation avec la différence existant dans leur valeur nutritive (Ekesi *et al.* 2007). Fernandes Da Silva et Zucoloto (1993) ont montré que *C. capitata* cherche les fruits riches en sucre et elle est capable même de se déplacer vers la partie inférieure des fruits où la concentration en sucre est plus élevée que dans la partie supérieure.

L'efficacité du piégeage de masse a été montrée contre différents ravageurs (Haniotakis *et al.* 1991; Oehlschlager *et al.* 2002; Jang *et al.* 2008) ; par exemple en Espagne, plus de 30 000 ha d'agrumes ont été protégés efficacement contre les attaques de *C. capitata* en utilisant le piégeage de masse à la densité de 50 pièges par hectare. Cette efficacité est influencée principalement par la densité de la population du ravageur cible et de l'isolement des régions traitées (El-Sayed *et al.* 2006).

Le taux de captures des pièges à attractif alimentaire Ceratrap® est en faveur des femelles confirmant les résultats obtenus par Hafsi *et al.* (2015b). Il est nécessaire de signaler également que le rendement des pièges Ceratrap® est plus important dans les vergers d'agrumes que dans les vergers d'abricotiers et de figuiers. Cette efficience dans les captures est probablement en relation avec le niveau de la population initiale de *C. capitata* dans chaque verger et à chaque époque de l'année. Cette différence dans le volume de capture s'est concrétisée par un taux de piqûres des fruits d'abricotiers largement inférieur à celui observé sur les fruits de figuiers et d'agrumes.

En plus de l'efficacité du piégeage de masse dans la gestion des populations de *C. capitata* et dans la réduction du taux de fruits piqués, il a été montré dans des études précédentes que les pièges Ceratrap® sont faiblement toxiques pour la faune auxiliaire utile dans les vergers d'agrumes en Tunisie (Hafsi *et al.* 2015b). Boulahia-Kheder *et al.* (2012) ont montré que les insectes non cibles représentent seulement 4% de l'ensemble des insectes capturés dans les pièges et parmi ces 4% seulement 2.5% représentent des Syrphidae et des Chrysopidae.



### **Partie 3 :**

Spécialisation d'hôte chez les Tephritidae de La Réunion

## **Chapitre 1 : Spécialisation d'hôte chez les Tephritidae de La Réunion : performances larvaires en relation avec la composition biochimique des fruits hôtes**

Chez les insectes phytophages, la performance larvaire est particulièrement influencée par la valeur intrinsèque de la plante hôte (éléments nutritifs toxiques et métabolites secondaires) (Wiklund 1973; Scriber et Feeny 1979; Murphy 2007; Friberg et Wiklund 2009). Dans le cas des insectes frugivores comme les Tephritidae ce sont principalement les éléments nutritifs qui influencent les traits d'histoire de vie des larves (Scriber et Slansky 1981; Bernays et Chapman 1994). Par exemple, la faible concentration de sucre dans la partie supérieure de la papaye et d'agrumes augmente le temps de développement larvaire de *C. capitata* (Fernandes Da Silva et Zucoloto 1993). De la même manière, Nash et Chapman (2014) ont montré que le temps de développement larvaire de *C. capitata* est affecté aussi bien par la qualité et la quantité de protéines que par la teneur en sucre. Ainsi, comprendre comment la performance larvaire varie en fonction de la composition biochimique des plantes hôtes peut permettre de mettre en évidence les éléments nutritifs déterminant la gamme de plantes hôtes des insectes phytophages.

Les Tephritidae présentes à La Réunion représentent un modèle idéal pour étudier l'effet de la composition biochimique des fruits hôtes sur l'assemblage d'une communauté d'insectes phytophages et pour déterminer si la relation entre les niches fondamentale et réalisée diffère entre les insectes spécialistes et les insectes généralistes d'une même communauté. La communauté des Tephritidae de La Réunion regroupe huit espèces (indigènes et exotiques) infestant, sur ce petit territoire (2512 km<sup>2</sup>), une large gamme de plantes hôtes cultivées et sauvages. Ils sont différents dans leur degré de spécialisation. Quatre espèces sont polyphages (*Ceratitis catovirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *Bactrocera zonata*), par exemple *C. quilicii* se trouve à La Réunion sur 60 espèces de plantes hôtes appartenant à 20 familles (Quilici et Jeuffrault 2001). Quatre espèces sont oligophages avec une gamme de plantes hôtes restreinte appartenant à la famille des Cucurbitaceae pour *D. demmerezi*, *D. ciliatus* et *Z. cucurbitae*, et à la famille des Solanaceae pour *N. cyanescens* (Quilici et Jeuffrault 2001). Malgré ces spécialisations, la gamme de plantes hôtes se chevauche avec des espèces polyphages pouvant infester des plantes de la famille des Cucurbitaceae ou des Solanaceae ou des espèces oligophages pouvant infester des plantes d'autres familles.

Les études citées ci-dessus, suggèrent que la composition biochimique des fruits est un facteur important influençant l'organisation de la communauté des Tephritidae. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons documenté la gamme de plantes hôtes potentielles de sept espèces de Tephritidae existant à La Réunion en mesurant leurs performances larvaires sur 22 espèces de plantes hôtes appartenant à 11 familles. Pour ces plantes hôtes, nous avons rassemblé des informations sur leurs compositions en éléments nutritifs dans la littérature pour déterminer la mesure dans laquelle la composition biochimique des fruits est associée à la différence observée dans la performance larvaire des Tephritidae.

## 1. Matériel et méthodes

### 1.1. Élevage des Tephritidae

Cette étude a été menée sur 7 espèces de la communauté des Tephritidae existant à La Réunion. L'espèce oligophage *D. ciliatus* a été exclue de cette étude à cause des problèmes rencontrés pour maintenir son élevage au laboratoire. Les sept espèces de Tephritidae ont été élevées au laboratoire de Umr-Pvbmt (Pôle de Protection des Plantes, La Réunion) dans des chambres climatiques à conditions environnementales constantes (température:  $25\pm 2^{\circ}\text{C}$ , humidité relative:  $70\pm 15\%$ , luminosité: 2000 lux, photopériode: 12h lumière/12h obscurité).

L'élevage de mouches des fruits a été initié par des spécimens collectés sur les fruits de jamrosat (*Syzygium jambos*) pour *C. catoirii* et *C. quilicii*, de veloutier vert (*Scaevola taccada*) pour *C. capitata*, de badamier (*Terminalia catappa*) pour *B. zonata*, de concombre (*Cucumis sativus*) pour *D. demmerezi*, de courgette (*Cucurbita pepo*) pour *Z. cucurbitae* et de bringellier marron (*Solanum macranthum*) pour *N. cyanescens*. Les larves de *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii*, et *B. zonata* ont été élevées ensuite sur un milieu nutritif artificiel (Duyck et Quilici 2002; Duyck *et al.* 2004) jusqu'aux générations F147-F160, F4-F10, F1-F3, et F118-F131, respectivement. Les larves de *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* ont été élevées sur courgette jusqu'aux générations F10-F18 et F54-F69 respectivement et les larves de *N. cyanescens* ont été élevées sur pomme de terre (*Solanum tuberosum*) jusqu'aux générations F10-F18. Les populations ont été maintenues à plusieurs milliers d'individus par génération.

Les techniques d'élevage ont été adaptées pour chacune des espèces de Tephritidae, ainsi que les types de substrat de ponte et milieux nutritif utilisés sont différents. Chaque espèce de Tephritidae a été placée sur le milieu nutritif ou la plante hôte la plus adéquate pour assurer un développement optimal dans les conditions du laboratoire. L'élevage de certaines

espèces est difficile à mettre en place ou certaines espèces comme *C. catoirii* sont difficiles à retrouver sur le terrain en raison de la compétition interspécifique, ce qui explique la variabilité du nombre de générations entre les espèces.

Les œufs de *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zontata* ont été récoltés et déposés sur le milieu artificiel spécifique pour chaque espèce avec un pinceau fin. Pour *D. demmerezi*, *Z. cucurbitae* et *N. cyanescens*, les fruits piqués ont été ensuite isolés dans des boîtes tapissées de fécule de pomme de terre pour absorber l'excédent d'humidité. Une fois les œufs éclos, les larves se nourrissent du fruit et de nouveaux morceaux ont été ajoutés. Les boîtes contenant le milieu artificiel avec les larves ou les fruits infestés ont été placées dans des récipients plus grands tapissés de sable. Entre 10 et 15 jours après l'éclosion, les larves s'empupent et sautent dans le sable. Les pupes des différentes espèces ont été isolées quotidiennement et placées dans un gobelet à l'intérieur d'une petite cage couverte d'une toile de polyester blanc (30 x 30 x 30cm, largeur de maille : 680 µm, MegaView Science Co. LTD, Taiwan). La cage contient un abreuvoir et un récipient contenant du sucre et de l'hydrolysate de protéine.

## **1.2. Fruits hôtes**

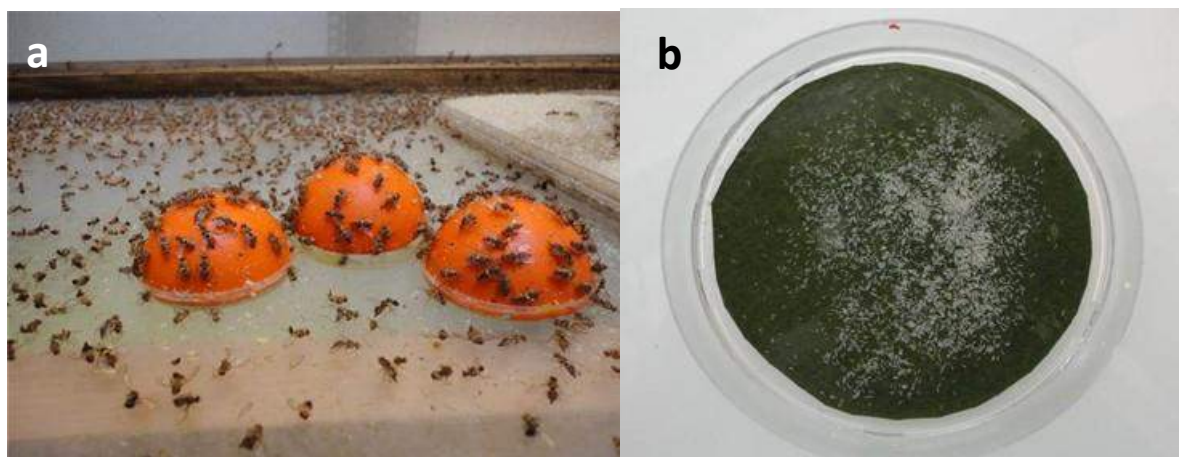
Les travaux ont porté sur 29 espèces de fruits représentant les fruits cultivés les plus importants et les fruits sauvages les plus attaqués par les différentes espèces de mouches des fruits à La Réunion (Tableau 7). Chaque fruit a été choisi en fonction de son stade phénologique attaqué sur terrain. Pour cette partie d'étude, seulement 22 espèces de plantes ont été testées. Ces plantes hôtes représentent les espèces où leur composition biochimique est disponible.

**Tableau 7.** Stades phénologiques attaqués par les mouches des fruits (Fruit jeune : stade précoce juste après la nouaison ; Fruit intermédiaire : stade de maturation intermédiaire, en cours de croissance ; Fruit mature : stade de maturation avancé, commercialisation). \*\*Espèces de fruits présentent dans la première et deuxième partie du chapitre 3. \* Espèces de fruits présentent uniquement dans la deuxième partie du chapitre 3.

Familles	Espèces	Nom commun	Stades phénologique le plus sensible	Références
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mangue**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Annonaceae	<i>Annona reticulata</i>	Cœur de bœuf**	Intermédiaire	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaye**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	Badamier**	Intermédiaire / Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Pastèque**	Jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
Cucurbitaceae	<i>Cucumis melo</i>	Melon**	Jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
Cucurbitaceae	<i>Cucumis sativus</i>	Concombre**	Intermédiaire	(Atiama-Nurbel, 2014)
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita maxima</i>	Citrouille**	Jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
Cucurbitaceae	<i>Cucurbita pepo</i>	Courgette**	Intermédiaire	(Atiama-Nurbel, 2014)
Cucurbitaceae	<i>Sechium edule</i>	Chouchou**	Jeune	(Atiama-Nurbel, 2014)
Lythraceae	<i>Punica granatum</i>	Grenade*	Mature	—
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Figue**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Myrtaceae	<i>Psidium cattleianum</i>	Goyavier**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Myrtaceae	<i>Psidium guajava</i>	Goyave**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Myrtaceae	<i>Syzygium jambos</i>	Jamrosat*	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Myrtaceae	<i>Syzygium samarangense</i>	Jamalac*	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i>	Carambole**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i>	Bibasse**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Rosaceae	<i>Prunus domestica</i>	Prune**	Mature	
Rosaceae	<i>Prunus persica</i>	Pêche**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i>	Café*	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Tangor**	Mature	(Quilici & Jeuffrault, 2001)
Solanaceae	<i>Capsicum annuum</i>	Piment**	Intermédiaire	—
Solanaceae	<i>Cyphomandra betacea</i>	Tomate arbuste**	Intermédiaire	—
Solanaceae	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomate**	Jeune	(Brévault, 1999)
Solanaceae	<i>Solanum macranthum</i>	Bringellier *	Intermédiaire	(Brévault, 1999)
Solanaceae	<i>Solanum melongena</i>	Aubergine**	Jeune/ intermédiaire	(Brévault, 1999)

### 1.3. Préparation des larves

Afin d'obtenir des larves de stade L1, des œufs ont été récoltés dans les élevages. Pour cela des pondoires ont été disposés dans les cages des sept espèces de Tephritidae élevées dans les chambres climatiques. Ces pondoires miment la forme et la couleur d'un fruit (Figure 35), sont creux, fermés et parsemés de trous d'environ un millimètre de diamètre. Pour *C. catovirii*, *C. capitata*, *C. quilibicii* et *B. zonata*, des pondoires, contenant chacun un morceau de pulpe d'agrumes ou de goyave, ont été placés 60 heures avant le jour prévu pour l'incubation des larves sur milieux de culture. Des pondoires contenant des morceaux de concombre, de citrouille ou de pomme de terre destinés respectivement aux cages de *Z. cucurbitae*, *D. demmerezi* et *N. cyaneus* ont été placés 45, 63 et 70 heures, respectivement, avant le jour de l'inoculation. Ces délais correspondent à la durée de développement embryonnaire des différentes espèces. Les pondoires ont été alors récoltés environ 15 heures après leur mise en place. Pour chaque espèce, une centaine d'œufs a été ensuite prélevée sur la paroi interne des pondoires à l'aide d'un pinceau fin qui est préalablement humidifié par une solution anti-microbienne de nipagine/benzoate à 2 % (2 g de nipagine + 2 g de benzoate dans 1 L d'eau). Ils ont été enfin étalés sur un papier buvard de couleur foncée (Figure 36b), placé dans une boîte de pétri, humidifié par une solution anti-microbienne. Les boîtes ont été ensuite stockées dans une armoire climatique à 25°C et cycle de photopériode à 12h de jour et 12h de nuit.



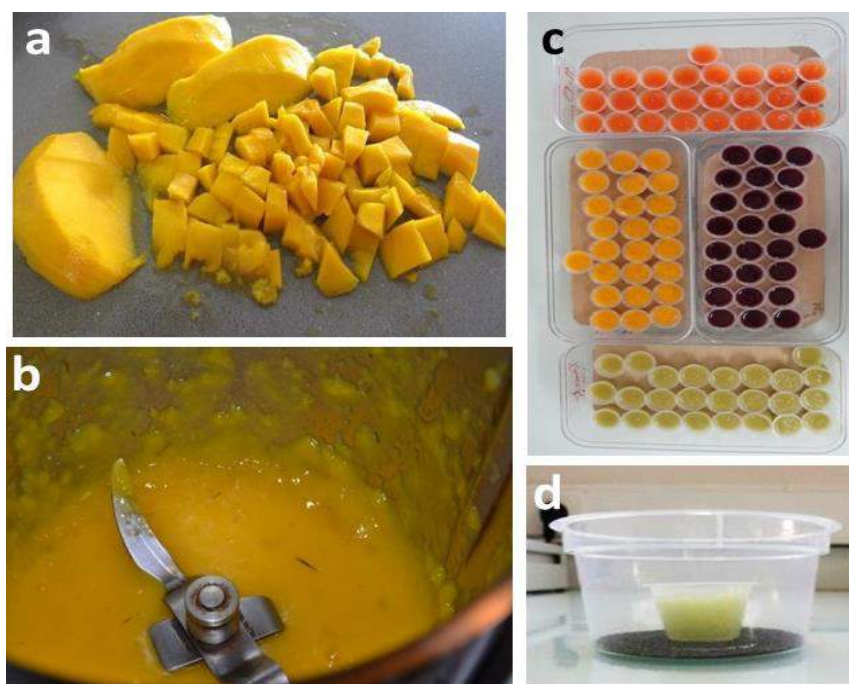
**Figure 35.** Pondoire dans une cage d'élevage de *Bactrocera zonata* (a) et œufs de *Bactrocera zonata* sur un papier buvard (b) (Clichés originaux 2015).



#### 1.4. Dispositif expérimental

**Préparation du milieu de culture :** Un milieu de culture simple à base de pulpe de fruits a été développé pour mesurer les performances larvaires sur les fruits hôtes. Ce milieu contient 250 g de pulpe de fruit, 100 ml de solution de nipagine/benzoate à 4% pour prévenir le développement des bactéries et des champignons, et 4 g d'agar-agar pour reconstituer une texture appropriée. Ce milieu a été choisi au lieu de l'utilisation de fruits entiers pour surmonter le problème lié à la variabilité dans la composition des fruits qui peut différer d'une espèce à l'autre. Bien que ce milieu de culture simple soit différent des fruits entiers en terme de caractéristiques physiques (texture), il permet de mesurer la *fitness* individuelle en suivant un grand nombre de répétitions homogènes.

Pour préparer ce milieu, les fruits ont été épluchés et découpés afin de ne récupérer que la pulpe, sans les graines ou les noyaux (Figure 36). La poudre d'agar-agar a été mélangée dans la solution de nipagine/benzoate préalablement chauffée. Le mélange obtenu ainsi que la pulpe ou la chair du fruit ont été ensuite broyés à l'aide d'un mixeur. Le mélange final a été versé dans de petits godets stériles à raison d'environ 5 g par godet. Le nombre de répétitions minimum est fixé à 50 pour chaque couple d'espèce de Tephritidae et de fruit.



**Figure 36.** Dispositif expérimental avec godets contenant 5 grammes de milieu à base de pulpe de fruit. (a) pulpe de mangue, (b) mixture à base de pulpe de mangue, (c+d) godets contenant la mixture (Clichés originaux 2016).

**Inoculation des larves :** Une seule larve L1 (< 2h) a été déposée au milieu de chaque godet. Chaque godet a été alors placé au centre d'une boîte plus grande contenant une fine couche de sable préalablement désinfecté qui permet à la larve de s'empurger après avoir sauté hors du milieu. Les boîtes ont été fermées hermétiquement et elles ont été stockées en armoires climatiques à une température constante de  $25,0 \pm 0,1^{\circ}\text{C}$  qui est la plus favorable pour le développement des sept espèces de Tephritidae (Brévault et Quilici 2000; Duyck et Quilici 2002; Duyck *et al.* 2004; Vayssières *et al.* 2008).

### **1.5. Performance larvaire**

Trois traits d'histoire de vie ont été choisis comme estimateurs des performances larvaires ; la survie larvaire, le temps de développement larvaire et le poids pupal qui est un bon indicateur de la fécondité des femelles et donc un estimateur de la *fitness* individuelle des femelles chez les Tephritidae (Krainacker *et al.* 1989; Brévault *et al.* 2008). Pour cette étude, la survie larvaire a été estimée par le nombre de larves qui passent au stade pupal parmi l'ensemble des larves inoculées, le temps de développement larvaire a été estimé par le nombre de jours entre la date d'inoculation et la date de pupaison. Les relevés ont été effectués toutes les 48 heures durant une période de 60 jours. Les pupes ont été pesées individuellement à l'aide d'une balance (marque: Sartorius®, numéro de série: 99000006, précision:  $10^{-4}\text{g}$ ) et placées dans des boîtes contenant des morceaux d'éponge humidifiés par une solution de nipagine/benzoate à 2 %. Des petits trous ont été percés au niveau des couvercles afin d'éviter un excès d'humidité. Après émergence, l'espèce et le sexe sont déterminés. L'éventuelle présence d'espèces non inoculées pouvant indiquer une infestation préalable a été vérifiée.

### **1.6. Composition nutritionnelle des fruits**

Dans le but de déterminer la relation entre la survie larvaire et la composition nutritionnelle des fruits, des données de 22 espèces de fruits ont été collectées à partir des bases de données sur les éléments nutritifs des fruits disponibles sur le site de l'USDA (United States Department of Agriculture) et de l'Anses (Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail) et à partir des données disponibles dans les publications scientifiques. Pour les 22 espèces de fruits, la composition en eau, lipide, glucide, sucre, fibre, sodium, magnésium, potassium, phosphore, calcium, fer et vitamine C ont été sélectionnées. D'autres éléments ont été exclus de l'analyse pour éviter les problèmes causés par des données manquantes.

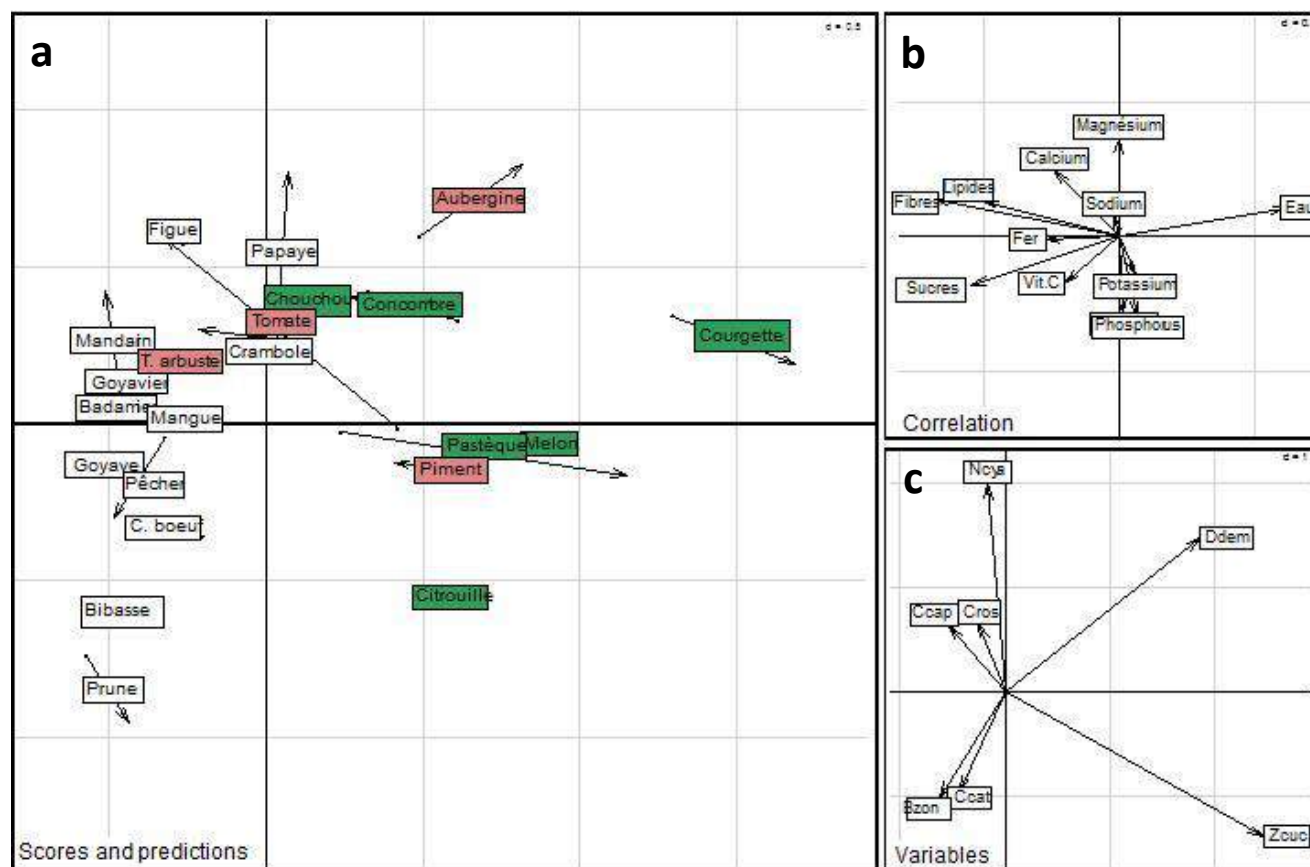
Il est peu probable que la teneur en éléments nutritifs dans les fruits obtenus à partir de la littérature soit fortement différente de celle contenue dans les milieux utilisés dans cette étude. En revanche, la teneur en eau aurait pu être plus affectée durant la préparation des milieux. Afin de vérifier si la teneur en eau des fruits obtenue à partir de la littérature et la teneur en eau dans les milieux de cultures sont représentatifs de celle dans les fruits frais, nous avons mesuré la teneur en eau dans les milieux de cultures et dans les fruits frais pour six espèces de fruits (*Annona reticulata*, *Carica papaya*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita maxima*, *Psidium guajava*, et *Solanum lycopersicum*). Une forte relation linéaire a été observée entre la teneur en eau dans les milieux de cultures et la teneur en eau des fruits obtenus à partir de la littérature ( $R^2 = 0.87$ ;  $P < 0.001$ ;  $Y = 0.90 X + 12.13$ ), et entre la teneur en eau dans les milieux de cultures et la teneur en eau dans les fruits frais ( $P < 0.0001$ ;  $R^2 = 0.97$ ,  $Y = 0.96 X + 6.28$ ). Bien que les milieux contiennent plus d'eau dans la littérature (ordonnée à l'origine différente de 0), la différence entre les fruits est conservée (pente proche de 1).

## 2. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R-3-2.2-win (R Development Core Team 2008). La survie larvaire a été analysée par un GLM (general linear model) avec loi binomiale en fonction de l'espèce de fruits hôte, de l'espèce de Tephritidae et l'interaction entre ces deux facteurs. Le temps de développement et le poids pupal ont été analysés par une analyse de la variance (ANOVA) en fonction de l'espèce de fruits hôte, de l'espèce de Tephritidae et l'interaction entre ces deux facteurs. La relation entre ces trois traits d'histoire de vie a été analysée par des modèles linéaires.

Une analyse canonique des correspondances (CCA) (Ter Braak 1986) a été utilisée pour étudier la relation entre la composition biochimique des 22 espèces des fruits et la survie larvaire des 7 espèces de Tephritidae en utilisant la fonction *pcaiv* du package *ade4* (Dray et Dufour 2007). L'analyse CCA consiste à effectuer une analyse factorielle des correspondances (AFC) sur les variables ajustées (survie larvaire des sept espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits) après une régression sur les variables instrumentales (composition biochimique de 22 espèces de fruits). L'analyse CCA a été testée par le test de Monte-Carlo (Rubinstein et Kroese 2011) qui détermine la significativité et la stabilité de la décomposition de l'inertie totale de la survie larvaire par permutation des lignes du tableau de la composition biochimique des fruits.

Les résultats de l'analyse CCA (Figure 37) montrent que le premier axe de l'espace factoriel explique 64.5 % de la variabilité globale. La variabilité observée dans la survie larvaire des sept espèces des Tephritidae est principalement expliquée (64.9%) par les 12 éléments nutritifs des 22 espèces de fruits testées pendant cette étude. Le test de Monte-Carlo montre que cette inertie projetée par 1000 permutations n'est pas significative ( $P_{\text{value}}=0.141$ ). Les résultats montrent également que l'eau, les lipides, les sucres et les fibres représentent les éléments nutritifs les plus corrélés au premier axe (corrélation  $> 0.5$ ). Une deuxième CCA limitée à ces quatre éléments a été appliquée afin de clarifier leur effet sur la survie larvaire et d'augmenter la stabilité de la décomposition de l'inertie.



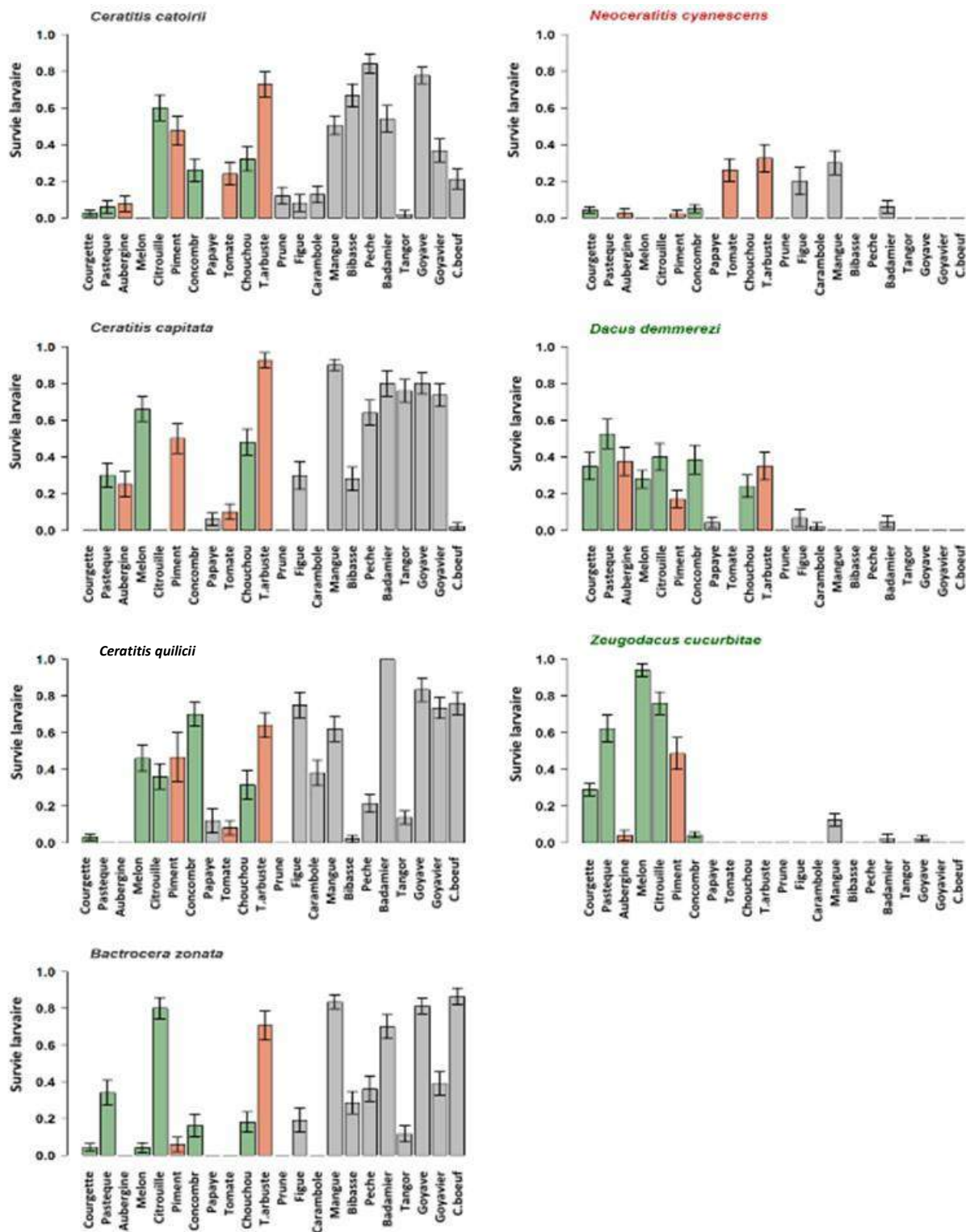
**Figure 37.** Analyse Canonique des Correspondances (CCA) de la relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae. (a) Position des 22 espèces de fruits dans l'espace factoriel de l'analyse CCA en tenant compte de la composition biochimique et la survie larvaire sur les fruits étudiés. (b) Contribution de la composition biochimique dans l'espace factoriel. (c) Position de la survie larvaire des sept espèces de Tephritidae dans l'espace factoriel. Les fruits hôtes appartenant à la famille des Cucurbitaceae sont colorés en vert et ceux appartenant à la famille des Solanaceae en rouge. Ccat: *C. catoirii*, Ccap: *C. capitata*, Cros: *C. quilicii*, Bzon: *B. zonata*, Zcuc : *Z. cucurbitae*, Ddem: *D. demmerezi*, Ncya: *N. cyanescens*.

### 3. Résultats

#### 3.1. Influence des fruits hôtes sur la survie larvaire

Le taux de survie larvaire était significativement différent entre les espèces de fruits ( $\Delta\text{Dev } 21, 1119 = 7948, P < 0.001$ ) et entre les sept espèces de Tephritidae ( $\Delta\text{Dev } 6, 639 = 7942, P < 0.001$ ). L'interaction entre les Tephritidae et les fruits hôtes était significative également ( $\Delta\text{Dev } 125, 2120 = 7817, P < 0.001$ ) (Figure 38). Les larves des Tephritidae polyphages (*B. zonata*, *C. catirii*, *C. capitata*, et *C. quilicii*) sont capables de survivre sur une large gamme de fruits hôtes comprise entre 17 et 20 espèces de fruits parmi les 22 espèces testées dans cette étude. Sur ces fruits hôtes, les quatre Tephritidae polyphages affichent différents taux de survie allant de 2 à 100% avec une survie larvaire dépassant 60% sur la tomate arbuste, goyave, mangue et badamier.

*Dacus demmerezii* et *Z. cucurbitae*, qui sont considérées comme spécialistes des Cucurbitaceae, survivent, respectivement, sur 13 et 10 espèces de fruits appartenant à différentes familles. La survie la plus importante de *D. demmerezii* et de *Z. cucurbitae* a été observée, respectivement, sur six et cinq espèces de fruits de la famille des Cucurbitaceae. Ces deux espèces oligophages sont capables de se développer également sur d'autres fruits appartenant à la famille des Solanaceae (aubergine et piment), des Anacardiaceae (mangue) et des Combretaceae (badamier). *Neoceratitis cyanescens* connue comme spécialiste de la famille des Solanaceae a montré un taux de survie élevé principalement sur les Solanaceae et sur la mangue, et elle est capable de survivre, bien qu'avec un taux de survie plus faible, sur des fruits de la famille des Cucurbitaceae comme le concombre et la courgette.



**Figure 38.** Taux de survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. Les valeurs représentent la moyenne  $\pm$  SE. Les fruits hôtes appartenant aux familles des Cucurbitaceae et des Solanaceae ont été colorés en vert et rouge, respectivement. Les espèces de fruits hôtes ont été ordonnées selon les coordonnées du premier axe de l'analyse canonique de correspondance CCA.

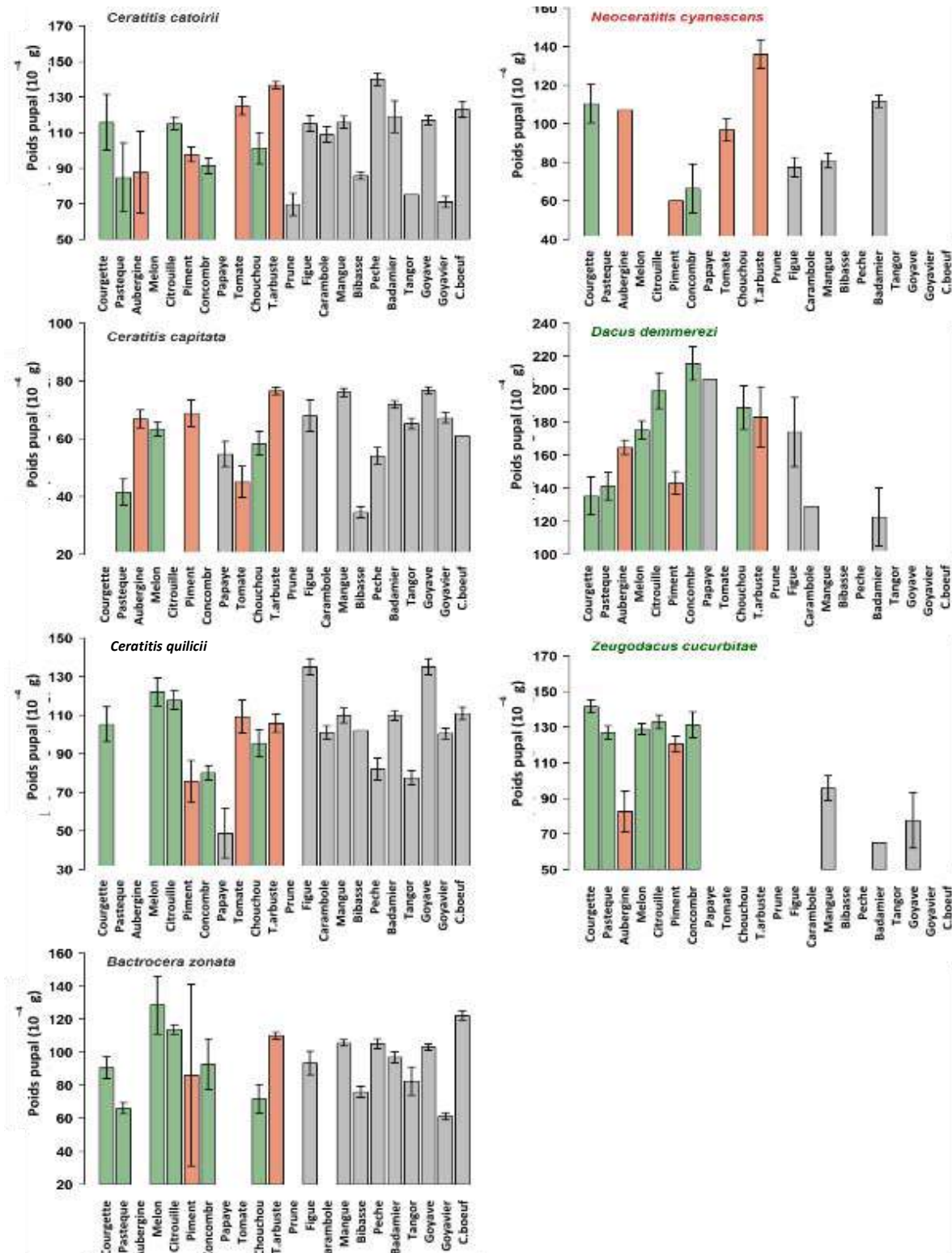
### 3.2. Influence des fruits hôtes sur le poids pupal

Le poids pupal était significativement différent entre les espèces de fruits hôtes ( $F_{21, 24593} = 51.1$ ,  $P < 0.001$ ) et entre les espèces de Tephritidae ( $F_{6,198010} = 418.7$ ,  $P < 0.001$ ). L'interaction entre ces deux facteurs était significative ( $F_{76, 4457} = 9.4$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 39). Sur les 22 espèces de fruits, les poids pupaux les plus élevés ont été observés pour *D. demmerezii* et les plus faibles pour *C. capitata*. Pour les quatre espèces de Tephritidae polyphages, les poids pupaux les plus importants ont été enregistrés sur les fruits de pêcher et sur la tomate arbuste pour *C. catovirii*, sur goyave, mangue, et tomate arbuste pour *C. capitata*, sur goyave pour *C. quilicii* et sur cœur de bœuf pour *B. zonata*. Pour les trois espèces de Tephritidae oligophages, le poids pupal le plus important a été observé sur concombre pour *D. demmerezii*, sur courgette pour *Z. cucurbitae* et sur tomate arbuste pour *N. cyanescens*.

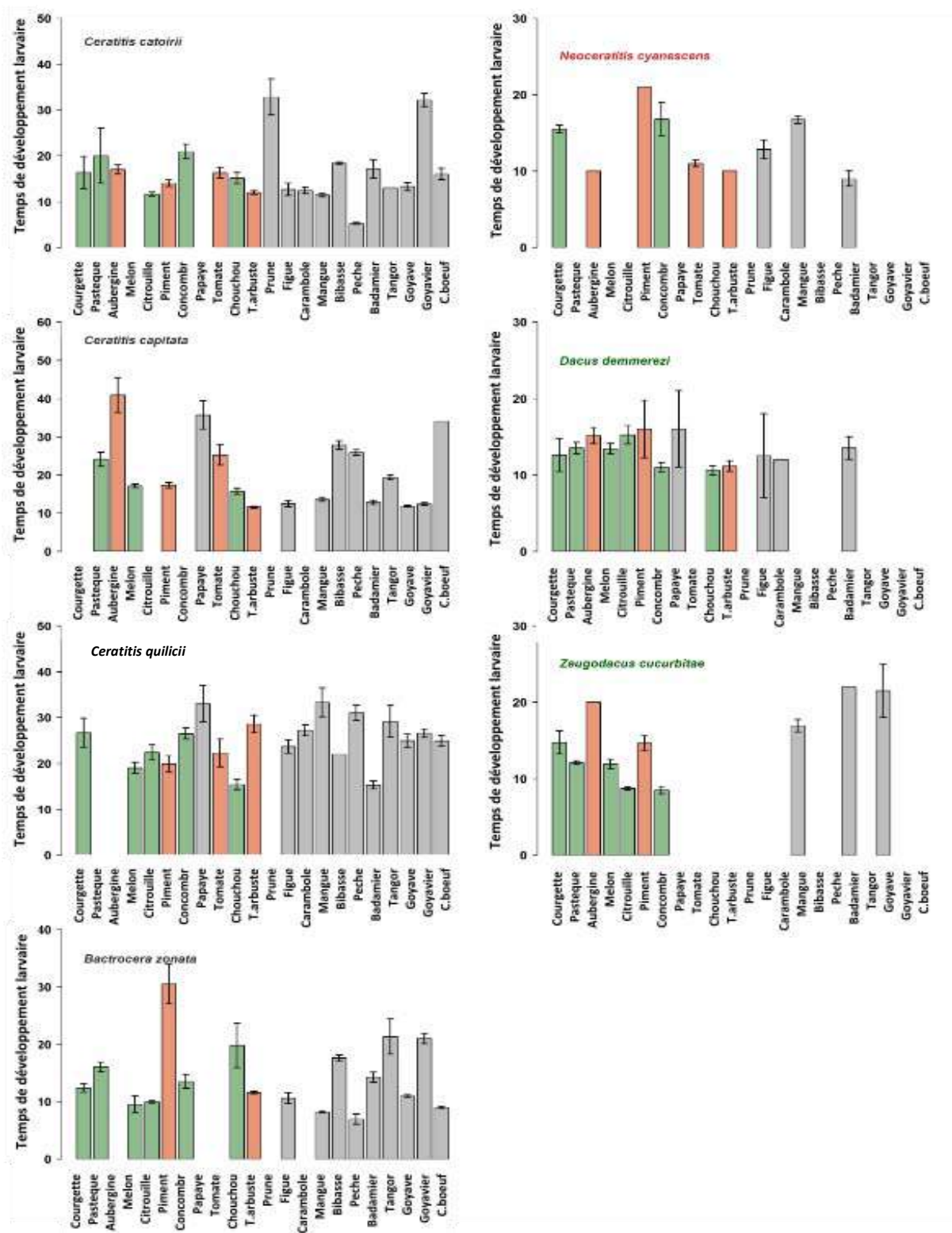
### 3.3. Relation entre les différents traits d'histoire de vie des larves

Le temps de développement larvaire était significativement différent entre les espèces de fruits hôtes ( $F_{21,965} = 31.2$ ,  $P < 0.001$ ) et entre les espèces de Tephritidae ( $F_{6,6410} = 207.2$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 40). L'interaction entre ces deux facteurs était également significative ( $F_{76,451} = 14.6$ ,  $P < 0.001$ ) (Figure 41 et Tableau 8). En effet, sur les espèces de fruits hôtes permettant une survie larvaire, le poids pupal est positivement corrélé avec le taux de survie pour *C. catovirii* ( $P < 0.001$ ), *C. capitata* ( $P < 0.001$ ), *C. quilicii* ( $P = 0.0013$ ), et *B. zonata* ( $P < 0.001$ ), et négativement corrélé avec le temps de développement larvaire pour *C. catovirii* ( $P < 0.001$ ), *C. capitata* ( $P < 0.001$ ), *B. zonata* ( $P < 0.001$ ), and *Z. cucurbitae* ( $P = 0.022$ ) (Tableau 8, Figure 41).

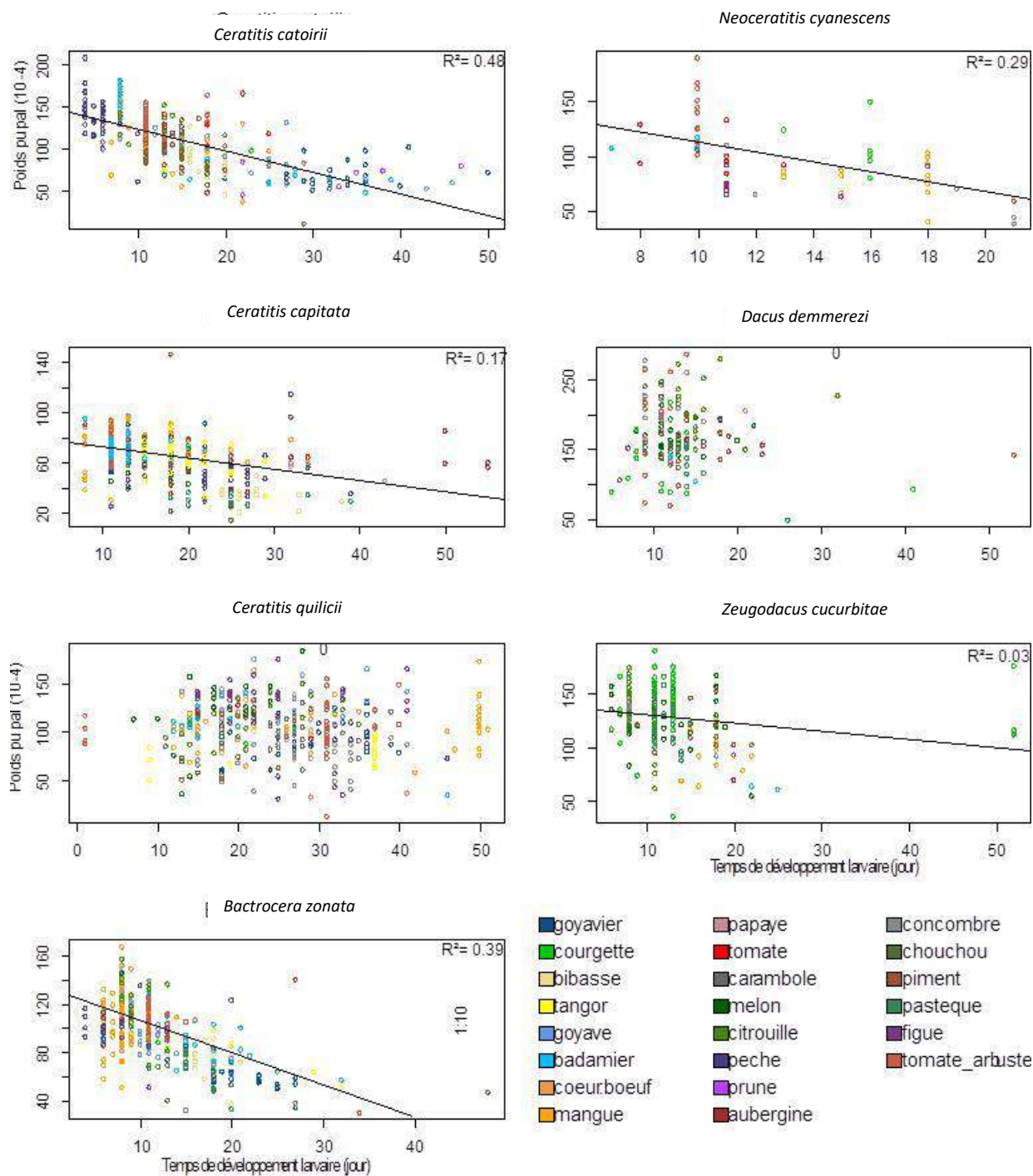




**Figure 39.** Poids pupal (10<sup>-4</sup> g) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. Les valeurs représentent la moyenne  $\pm$  SE. Les fruits hôtes appartenant aux familles des Cucurbitaceae et des Solanaceae ont été colorés en vert et rouge respectivement. Les espèces de fruits hôtes ont été ordonnées selon les coordonnées du premier axe de l'analyse canonique de correspondance CCA.



**Figure 40.** Temps de développement larvaire (jours) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. Les valeurs représentent la moyenne  $\pm$  SE. Les fruits hôtes appartenant aux familles des Cucurbitaceae et des Solanaceae ont été colorés en vert et rouge respectivement. Les espèces de fruits hôtes ont été ordonnées selon les coordonnées du premier axe de l'analyse canonique de correspondance CCA.



**Figure 41.** Relation entre poids pupal ( $10^{-4}$  g) et temps de développement larvaire (jours) de 7 espèces de Tephritidae sur 22 espèces de fruits hôtes. Le coefficient de la corrélation ( $R^2$ ) et la ligne de régression pour les relations est significatif ( $P < 0.05$ ). Chaque couleur représente une espèce de fruits.

**Tableau 8.** Analyse (modèle linéaire) du poids pupal en fonction de la survie larvaire et du temps de développement larvaire (DT) de sept espèces de Tephritidae sur les 22 espèces de fruits hôtes.

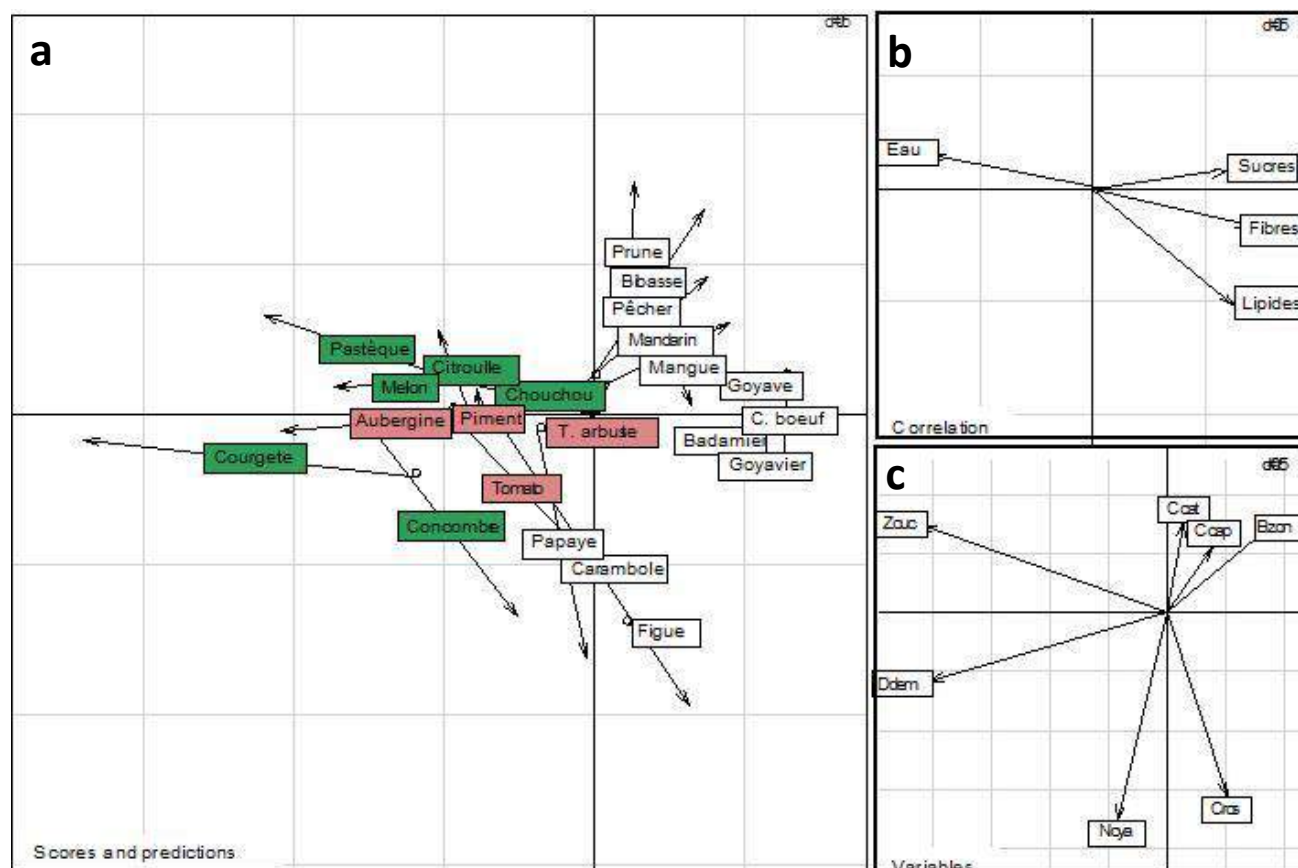
Espèces de Tephritidae	Effet	dl ; dl résiduel	Pente	F	P
<i>Ceratitis catovirii</i>	Survie	1 ; 393	6.71	86.06	< <b>0.001</b>
	DT	1 ; 393	-2.49	290.38	< <b>0.001</b>
<i>Ceratitis capitata</i>	Survie	1 ; 413	30.40	161.40	< <b>0.001</b>
	DT	1 ; 413	-0.45	15.95	< <b>0.001</b>
<i>Ceratitis quilicii</i>	Survie	1 ; 288	22.91	10.43	<b>0.0013</b>
	DT	1 ; 288	-0.09	0.29	0.5880
<i>Bactrocera zonata</i>	Survie	1 ; 406	24.40	188.58	< <b>0.001</b>
	DT	1 ; 406	-2.27	126.27	< <b>0.001</b>
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	Survie	1 ; 590	68.42	3.37	0.0714
	DT	1 ; 590	-0.51	0.99	0.3245
<i>Dacus demmerezii</i>	Survie	1 ; 141	-9.04	0.05	0.8152
	DT	1 ; 141	-0.15	0.03	0.8568
<i>Zeugodacus cucurbitae</i>	Survie	1 ; 193	5.59	2.35	0.1265
	DT	1 ; 193	-0.66	5.32	<b>0.0221</b>

### 3.4. Relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire

L'analyse canonique de correspondance (CCA) montre que les premier et second axes expliquent, respectivement 74.33% et 14.26% de la variabilité totale observée. L'eau, les lipides, les sucres et les fibres expliquent 30.05 % de la variabilité observée dans la survie larvaire des sept espèces de Tephritidae élevées sur les 22 espèces de fruits hôtes. Le test Monte-Carlo montre que l'inertie projetée après 1000 permutations est significative ( $P=0.028$ ).

L'analyse CCA (Figure 42a) montre que les fruits hôtes peuvent être classés en deux principaux groupes distincts. Les fruits appartenant aux familles des Solanaceae (tomate, tomate arbuste, aubergine et piment) et des Cucurbitaceae (courgette, concombre, citrouille, pastèque et melon) représentent le premier groupe et tous les fruits appartenant aux autres familles représentent le deuxième groupe. Les vecteurs de faibles longueurs associés aux fruits (tels que la courgette, le melon, la goyave, le goyavier, la mangue et le badamier) montrent une meilleure concordance entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire des Tephritidae.

Dans le plan factoriel de la figure 42b, le vecteur indiquant la concentration en eau a une direction opposée aux vecteurs indiquant la concentration en sucres, lipides et fibres, ce qui montre la présence d'une corrélation négative entre ces composants. Les vecteurs associés à la survie larvaire de *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* (Figure 42c) sont pointés dans la même direction que le vecteur associé à l'eau, et dans le sens opposé des vecteurs associés à la concentration des fruits en sucres, lipides et fibres (Figure 42b). Ces résultats suggèrent la présence d'une corrélation positive entre la survie larvaire de *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* et les fruits hôtes riches en eau, et une corrélation négative avec les fruits hôtes très riches en sucres, lipides et fibres. La survie larvaire de *B. zonata*, *C. catoirii*, *C. capitata*, et *C. quilicii* était positivement corrélée avec la teneur en sucres, lipides et fibres et négativement corrélée avec la teneur en eau dans les fruits hôtes. La survie larvaire de *N. cyanescens* dépend faiblement des éléments nutritifs les plus corrélés au premier axe de l'analyse canonique de correspondance, et elle était faiblement corrélée aux fruits hôtes riches en eau et lipides.



**Figure 42.** Analyses Canonique des Correspondances (CCA) de la relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae. (a) Position des 22 espèces de fruits dans l'espace factoriel de l'analyse CCA en tenant compte de la composition biochimique et de la survie larvaire sur les fruits étudiés. (b) Contribution de la composition biochimique dans l'espace factoriel. (c) Position de la survie larvaire des sept espèces de Tephritidae dans l'espace factoriel. Les fruits hôtes appartenant à la famille des Cucurbitaceae sont colorés en vert et ceux appartenant à la famille des Solanaceae en rouge. Ccat: *C. catirrii*, Ccap: *C. capitata*, Cros: *C. quilicii*, Bzon: *B. zonata*, Zcuc : *Z. cucurbitae*, Ddem: *D. demmerezi*, Noya: *N. cyanescens*.

#### 4. Discussion

À notre connaissance, cette étude est la première visant à évaluer la relation entre la performance larvaire et la niche des plantes hôtes sur le terrain et pour une communauté de Tephritidae. Au laboratoire, la gamme de fruits hôtes des Tephritidae polyphages est plus importante que la gamme des fruits hôtes des Tephritidae oligophages. Les espèces oligophages sont plus performantes sur leurs plantes hôtes caractéristiques appartenant à la famille des Solanaceae pour *N. cyanescens* et à la famille des Cucurbitaceae pour *Z. cucurbitae* et *D. demmerezii*. Pour ces espèces oligophages, la gamme de plantes hôtes mesurée au laboratoire inclut des espèces de fruits qui n'ont jamais été signalées comme hôtes à La Réunion mais qui le sont dans d'autres régions. C'est notamment le cas pour *Z. cucurbitae* qui est capable de causer des dégâts sur la mangue en Afrique et sur papaye en Inde (Kapoor *et al.* 1982; Vayssières *et al.* 2007) confirmant ainsi son potentiel d'utiliser d'autres fruits hôtes dans un autre contexte écologique.

Les fruits hôtes ont une influence marquée sur la survie larvaire, le temps de développement larvaire et le poids pupal des 7 espèces de Tephritidae. Les trois traits d'histoire de vie sont positivement corrélés l'un à l'autre ; c'est-à-dire, les fruits présentant un taux de survie important favorisent un poids pupal élevé et une durée de développement larvaire courte. Cette tendance a été observée particulièrement pour *B. zonata*, *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *Z. cucurbitae*. Cette corrélation positive entre les paramètres de la *fitness* a été observée dans notre étude pour les 7 espèces de Tephritidae mais cette relation était non significative pour *D. demmerezii* et *N. cyanescens*. Ceci est probablement lié à l'analyse statistique limitée par le nombre réduit de fruits hôtes permettant le développement de ces espèces oligophages. Des études précédentes ont montré que le poids pupal est positivement corrélé avec la fécondité des femelles de différentes espèces de Tephritidae (Krainacker *et al.* 1987; Brévault *et al.* 2008; Duyck *et al.* 2008). Cette absence de *trade-off* entre ces différentes composantes de la *fitness*, suggère que les fruits hôtes sont différents dans leurs valeurs nutritives pour le développement de différentes espèces de Tephritidae (Stearns 1992). Certains fruits ont une valeur nutritive suffisante pour maximiser les trois traits d'histoire de vie mesurés, ce qui est le cas pour la goyave, la mangue et le badamier, qui favorisent un taux de survie relativement élevé (jusqu'à 60%) et un poids pupal élevé pour les quatre espèces de Tephritidae polyphages. Ces trois fruits, représentent également les espèces les plus infestées par les mouches des fruits du complexe *Bactrocera dorsalis* dans d'autres zones géographiques (Clarke *et al.*, 2005).



Les résultats de l'étude de la relation entre la composition biochimique des fruits et la survie larvaire de sept espèces de Tephritidae, montrent que l'eau, les lipides, les sucres et les fibres expliquent 30% de la variabilité de la performance larvaire des sept espèces de Tephritidae. *Dacus demmerezi* et *Z. cucurbitae* sont associées aux fruits contenant une teneur en eau élevée contrairement aux espèces polyphages (*B. zonata*, *C. catoirii*, *C. capitata*, et *C. quilicii*) associées aux fruits riches en lipides, sucres et fibres. Le sucre a été déjà identifié comme un élément majeur déterminant la valeur nutritive des fruits hôtes pour les larves des Tephritidae. Des études précédentes ont montré que les larves de Tephritidae sont capables de se déplacer à l'intérieur du fruit vers la partie la plus riche en sucre comme il est le cas pour *C. capitata* (Zucoloto 1991; Fernandes Da Silva et Zucoloto 1993). Les résultats obtenus par la présente étude sont en accord avec les résultats obtenus pour *C. capitata* et d'autres espèces de Tephritidae (Joern et Behmer 1997; Nash et Chapman 2014), pour les Acrididae (Lee *et al.* 2008), et pour les Noctuidae (Roeder *et al.* 2014).

Behmer (2009) suggère que les larves de certaines espèces d'insectes phytophages préfèrent un régime alimentaire très riche en sucre alors que d'autres espèces préfèrent un régime alimentaire riche en protéine. Dans notre cas d'étude, les résultats montrent que les espèces de Tephritidae polyphages sont différentes dans leur besoin en éléments nutritifs par rapport aux espèces oligophages. La performance élevée des espèces polyphages est associée particulièrement à des fruits très riches en lipides, sucres et fibres et elle n'est pas influencée par la teneur en protéines. Ceci semble en contradiction avec les résultats d'autres études montrant que le temps de développement et la survie des larves de *C. capitata* diminuent si les larves se nourrissent sur un régime alimentaire composé de protéines faibles en quantité ou en qualité (Nash et Chapman 2014). Ceci pourrait être expliqué par le fait que la quantité de protéines existante dans les fruits hôtes est généralement faible et ne varie pas significativement entre les différentes espèces de fruits, tandis que la quantité de sucre dans les fruits est importante et très variable entre les espèces des fruits (Finglas *et al.* 2015). Pour cette raison, dans notre étude, les sucres ont été retenus dans l'analyse canonique des correspondances et non les protéines. Contrairement aux espèces polyphages, les Tephritidae oligophages (*D. demmerezi* et *Z. cucurbitae*) assurent une meilleure performance sur les fruits riches en eau que sur les fruits riches en sucres, lipides et fibres. Ceci est en accord avec l'hypothèse de Raubenheimer et Simpson (2003) suggérant que les insectes polyphages et oligophages sont différents dans leurs besoins en éléments nutritifs.



Dans la présente étude, nous avons utilisé 11 éléments nutritifs de 22 espèces de fruits disponibles dans la littérature ; certains composés chimiques ne sont donc pas inclus dans les analyses. En plus de ces éléments nutritifs, les éléments toxiques et les métabolites secondaires ainsi que les caractéristiques physiques des fruits hôtes, comme la texture, peuvent également affecter la performance larvaire (Bateman 1972; Fitt 1986b; Renwick 2001). Les métabolites secondaires des plantes peuvent directement ou indirectement réduire la fécondité ou la ponte des insectes phytophages, en étant toxiques ou en réduisant l'assimilation des nutriments (Awmack et Leather 2002). Erbout *et al.* (2009) ont signalé que les larves de Tephritidae polyphages comme *C. fasciventris* sont incapables de survivre sur des fruits très riches en alcaloïdes. Les espèces oligophages sont faiblement affectées par la présence d'éléments toxiques ou les métabolites secondaires dans les fruits hôtes en comparaison avec des espèces polyphages (Ali et Agrawal 2012). Cette tendance observée chez les espèces oligophages est bien illustrée par *N. cyanescens*, qui est la seule espèce de Tephritidae à La Réunion capable de survivre sur la majorité des espèces de fruits hôtes appartenant à la famille des Solanaceae, contenant souvent des composés toxiques (Brévault *et al.* 2008).

Les composés volatils provenant du péricarpe des fruits déterminent l'attractivité ou la non-attractivité des fruits hôtes pour les Tephritidae, leur permettant ainsi de discriminer entre les plantes hôtes et non hôtes (Fitt 1986b; Balagawi *et al.* 2005). Également, la dureté du péricarpe des fruits détermine la capacité des femelles à pondre (Bateman 1972; Díaz-Fleischer et Aluja 2003). Bien que les propriétés physiques et chimiques de la peau des fruits puissent également affecter la survie larvaire, ces paramètres n'ont pas été pris en compte dans cette thèse. Par exemple, les premiers stades larvaires peuvent souffrir d'une forte mortalité en lien avec la présence des huiles essentielles dans le flavédo ou la sécrétion de gommages par les agrumes (Greany *et al.* 1983; Papachristos *et al.* 2008; Papachristos *et al.* 2009), la formation de callosités autour des œufs et les mécanismes de résistance du zeste de fruit empêchant les larves d'atteindre la pulpe du fruit (Greany *et al.* 1983). De plus, les fruits charnus se caractérisant par une faible diversité structurelle en comparaison des tiges, feuilles, ou inflorescences, la gamme de plantes hôtes des Tephritidae frugivores a tendance à évoluer et devenir plus large que la gamme de plantes hôtes des espèces des Tephritidae se nourrissant sur d'autres parties de la plante (Zwolfer et Cavalloro 1983).

La performance larvaire mesurée sur les populations élevées au laboratoire pour plusieurs générations peut représenter une limitation importante de cette étude. Des changements dans le comportement et les traits d'histoire de vie des insectes phytophages peuvent notamment exister entre les populations sauvages et les populations d'élevage (Richerson et Cameron 1974; Vargas et Carey 1989; Vaníčková *et al.* 2012; Genc 2014). Cependant, les préférences des femelles pour la ponte ont tendance à évoluer plus rapidement que les performances des larves davantage conservées. Par exemple chez les bruches, après 11 générations de sélection naturelle et artificielle, un changement des femelles pour les plantes hôtes a été détectée mais pas dans les performances physiologiques des larves (Wasserman et Futuyma 1981). Cette étude présente également d'autres limitations. Premièrement, certains composants potentiellement importants de la spécialisation n'ont pas été évalués. La préférence des femelles, par exemple n'a pas été mesurée, mais peut influencer grandement l'abondance des mouches des fruits (Fitt 1986a) et représente un facteur important facilitant l'adaptation aux plantes-hôtes (West-Eberhard 1989). Deuxièmement, alors que les bactéries symbiotiques du système digestif des insectes peuvent avoir un impact sur le développement des larves et la fitness des adultes (Augustinos *et al.* 2015), leur effet n'a pas été mesuré dans cette étude. Les communautés bactériennes jouent un rôle majeur dans les processus de désintoxication rendant ainsi les tissus végétaux comestibles pour les insectes phytophages et favorisent l'adaptation entre les insectes phytophages et les plantes hôtes (Tsuchida *et al.* 2004; Frago *et al.* 2012). Finalement les, interactions entre différentes espèces de mouches des fruits n'ont pas été évaluées dans cette partie. La compétition intra et inter spécifique entre les larves des différentes espèces dans les fruits et entre les femelles adultes pour les sites de pontes sont des facteurs potentiellement importants affectant l'utilisation des plantes hôtes par les insectes phytophages dans la nature (Feder *et al.* 1995; Duyck *et al.* 2006a). Des recherches supplémentaires sont nécessaires pour déterminer comment les résultats de cette étude pourraient expliquer la dynamique de cette communauté.

## **Chapitre 2 : Différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée :**

### **Cas d'étude des espèces de mouches des fruits généralistes et spécialistes**

Dans la nature, les insectes spécialistes et généralistes cohabitent dans les mêmes communautés en occupant chacun une partie de leur gamme de plantes hôtes potentielles. La niche réalisée est ainsi généralement plus petite que la niche fondamentale (Pulliam 2000). L'importance de l'écart entre ces deux niches dépend de divers facteurs, y compris les contraintes historiques, environnementales et géographiques (Beaumont *et al.* 2009; Rasmann *et al.* 2014; Zhu *et al.* 2015). Les interactions biotiques comme la compétition et la prédation peuvent également restreindre cette niche réalisée (MacArthur 1958; Paine 1966; Janzen 1970; Tilman 1994).

La dynamique des populations au sein des communautés peut être affectée particulièrement par la compétition interspécifique (Lawton et Hassell 1981; Begon *et al.* 2006; Kaplan et Denno 2007). Sur une grande échelle de temps, les insectes phytophages généralistes et spécialistes ont coévolué avec leurs plantes hôtes, et chaque espèce est spécialisée sur une gamme plus au moins importante de plantes et restreinte à une niche écologique particulière. Cette spécialisation alimentaire minimise ainsi les interactions compétitives (DeBach 1966; Scriber 1973). Dans un cas d'invasions biologiques récentes, des espèces exotiques s'intègrent dans les communautés résidentes (endémique ou préalablement introduite) créant ainsi de nouvelles interactions interspécifiques. Ceci se traduit par une forte compétition interspécifique entre les espèces envahissantes et les espèces résidentes menant souvent à un déplacement compétitif sur la niche alimentaire (Reitz et Trumble 2002). L'intensité de la compétition interspécifique dépend du degré de chevauchement des niches entre les espèces (Colwell et Futuyma 1971; Pianka 1974; Abrams 1980), et elle diffère entre les espèces spécialistes et les espèces généralistes, vu que les spécialistes partagent leurs ressources alors que les généralistes se chevauchent dans l'utilisation de leurs ressources. Ainsi on prédit que la compétition interspécifique serait plus faible entre les espèces spécialistes qu'entre les espèces généralistes (Finke et Snyder 2008).

Le degré de la parenté phylogénétique entre les plantes hôtes potentielles d'une communauté d'insectes affecte considérablement l'assemblage et la structure de cette communauté (Futuyma et Gould 1979; Webb *et al.* 2002; Emerson et Gillespie 2008). L'évolution de l'utilisation des plantes hôtes est souvent, mais pas toujours conservée à l'égard de la taxonomie de l'hôte (Farrell et Mitter 1993; Futuyma 1999). Contrairement aux

insectes phytophages généralistes, les spécialistes se nourrissent souvent sur des plantes hôtes étroitement liées (Farrell *et al.* 1992; Weiblen *et al.* 2006). Ceci est vrai pour les communautés coévoluées et les communautés récentes (avec une nouvelle histoire d'invasion). Par exemple, la majorité des insectes européens envahissants dans les forêts en Amérique du Nord, à l'exception de cinq espèces extrêmement polyphages, ont colonisé les plantes de même genre que leurs plantes hôtes en Europe (Niemelä et Mattson 1996). Ceci suggère que le signal phylogénétique des plantes hôtes diffère pour les insectes spécialistes et les insectes généralistes, mais peut être conservé entre les zones d'origines et envahies. Ainsi, il pourrait être possible de prédire la niche alimentaire réalisée d'une espèce spécialiste, mais pas pour les insectes généralistes, à partir de leur niche fondamentale.

L'objectif de ce chapitre est de déterminer si la relation entre la niche fondamentale et la niche réalisée est différente entre les Tephritidae spécialistes et généralistes. Nous avons documenté la niche fondamentale en mesurant au laboratoire la survie larvaire de 7 espèces de Tephritidae sur 27 espèces de plantes hôtes appartenant à 13 familles. Nous avons ensuite caractérisé la niche réalisée en étudiant sur terrain la fréquence à laquelle chaque espèce de fruit a été infestée par chaque espèce de Tephritidae. Nous avons estimé le chevauchement des niches alimentaires entre ces Tephritidae au laboratoire et sur le terrain. Enfin, nous avons vérifié si les espèces aussi bien généralistes que spécialistes ont tendance à se nourrir sur des plantes phylogénétiquement liées dans leurs niches fondamentales et réalisées.

## **1. Matériel et méthodes**

### **1.1. Données de laboratoire : niche fondamentale**

La niche fondamentale, de quatre espèces généralistes (*C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilibicii*, et *B. zonata*) et de trois espèces spécialistes *D. demmerezi*, *B. cucurbitae*, et *N. cyanescens*), a été déterminée au laboratoire. La technique d'élevage de ces espèces a été décrite dans la première partie de ce chapitre. Vu les problèmes rencontrés dans l'élevage, la niche fondamentale n'a pas pu être déterminée pour *D. ciliatus* et par conséquent elle a été exclue de cette étude.

La niche fondamentale a été estimée pour chaque espèce de Tephritidae en utilisant la survie larvaire sur 27 espèces de fruits appartenant à 13 familles (Tableau 7). La survie larvaire est un bon estimateur de la *fitness* pour les Tephritidae par ce qu'elle est étroitement corrélée avec le poids pupal et le temps de développement larvaire (cf. chapitre III, partie I).

Les données de la survie larvaire sur 22 espèces de fruits ont été obtenues à partir des résultats de la première partie de ce chapitre (Tableau 7), et les données de la survie larvaire sur les cinq autres espèces des fruits (café, grenade, bringellier, jamalac et jamrozat) ont été obtenues dans cette partie avec la même méthode décrite précédemment.

### **1.2. Données de terrain : niche réalisée**

Pour estimer la niche réalisée de sept espèces de mouches des fruits, nous avons utilisé la fréquence à laquelle chaque espèce de fruit a été infestée par chaque espèce de Tephritidae (Charlery de la Masselière, M. doctorat en cours 2014/2017). Ces données ont été collectées par les agents du CIRAD sur toute l'île de La Réunion entre 2001 et 2009, dans les vergers, les jardins et les habitats naturels où ces 27 plantes hôtes sont potentiellement présentes. Les fruits sur les arbres ou récemment tombés sur sol ont été collectés, triés par espèce et placés sur une grille dans un bac préalablement rempli par une fine couche de sable ou de sciure de bois. Chaque espèce a été échantillonnée au moins quatre fois. Les bacs ont été placés au laboratoire à une température ambiante et les adultes émergés ont été comptés et identifiés. Un total de 91 108 mouches des fruits ont été collectées à partir de 8 334 fruits échantillonnés sur 127 sites.

### **1.3. Reconstruction de l'arbre phylogénétique des plantes hôtes**

La phylogénie de ces 27 espèces de fruits a été reconstituée à partir des séquences de gènes chloroplastiques *matk* (1500 bp) et *rbcl* (1300 pb). Ces séquences ont été obtenues à partir du GenBank (Benson *et al.* 2006) ou déterminées par la méthode Sanger (Charlery de la Masselière, M. doctorat en cours 2014/2017). Par la suite, le meilleur modèle de substitution a été sélectionné en utilisant jModelTest2 (Darriba *et al.* 2012) (GTR+G pour *matk* et GTR+I+G pour *rbcl*), et la phylogénie a été reconstruite en utilisant MrBayes v3.2 (Ronquist *et al.* 2012).

Pour construire la matrice de l'interaction insecte-plante,  $Y = [Y_{ij}]$ , avec les lignes correspondant aux espèces des fruits et les colonnes correspondant aux espèces de Tephritidae, nous avons utilisé la fonction *visweb* ( ) dans le package *bipartite* ( ) dans R. Deux réseaux d'interactions ont été construits, le premier en utilisant les données de la survie larvaire au laboratoire et le deuxième en utilisant les données de terrain correspondant à la fréquence à laquelle chaque espèce de fruit a été infestée par chaque espèce de Tephritidae.

Pour ces deux réseaux d'interaction, les fruits ont été classés selon leur distance phylogénétique.

## 2. Analyses statistiques

### 2.1. Indice de spécialisation

Pour évaluer la spécialisation de chaque espèce de Tephritidae sur chaque fruit basée sur la survie larvaire au laboratoire et basée sur la distribution des fréquences d'infestation sur terrain, nous avons calculé l'indice de spécialisation *PDI* (Paired Difference Index) de Poisot *et al.* (2012) en utilisant la fonction *PDI* ( ) dans le package *bipartite* (Dormann 2011) dans R. L'indice *PDI* est compris entre 0 et 1, où 0 indique le maximum de la généralisation et 1 indique le maximum de la spécialisation. Pour déterminer l'intervalle de confiance de l'indice *PDI*, la matrice des données originales (27 espèces de fruits par les 7 espèces de Tephritidae) a été utilisée dans une méthode de bootstrap en tirant aléatoirement les données sur les lignes 1000 fois (algorithme de randomisation de type 3) (Winemiller et Pianka 1990). Ensuite, nous avons estimé l'intervalle de confiance (IC) pour  $\alpha = 5, 1, \text{ et } 0.1\%$  en calculant les quantiles ( $\alpha/2$  and  $1-\alpha/2$ ) sur la distribution empirique des valeurs de l'indice *PDI*. Pour comparer les valeurs estimées de l'indice *PDI* au laboratoire et sur terrain, nous avons comparé les intervalles de confiances obtenus précédemment par bootstrap.

### 2.2. Signal phylogénétique

Le signal phylogénétique a été évalué par le test d'Abouheif (1999) qui détecte l'autocorrélation phylogénétique sur des traits quantitatifs. Nous avons estimé l'indice  $C_{mean}$  d'Abouheif par la fonction *abouheif.moran* ( ) du package *adephylo* ( ) dans R avec la méthode « patristic » basée sur la longueur des branches. L'indice Abouheif est basé sur la somme des carrés des différences entre les valeurs d'un trait entre espèces voisines (Abouheif 1999). Abouheif suggère que  $C_{mean}$  est la valeur moyenne d'un sous-ensemble aléatoire de toutes les représentations possibles. Les  $P_{values}$  ont été obtenues en comparant les valeurs observées d'Abouheif à une distribution nulle obtenue par 999 randomisations. Pour déterminer l'intervalle de confiance de l'indice  $C_{mean}$  d'Abouheif, la matrice des données originales (27 espèces de fruits par 7 espèces de Tephritidae) a été utilisée dans une méthode de bootstrap en tirant aléatoirement les données sur les lignes 1000 fois (algorithme de randomisation de type 3) (Winemiller et Pianka 1990). Ensuite, nous avons estimé l'intervalle

de confiance (IC) à 5 % en calculant les quantiles (2.5 et 97.5) sur la distribution empirique des valeurs de l'indice  $C_{mean}$  d'Abouheif.

### 2.3. Indice de chevauchement de niches

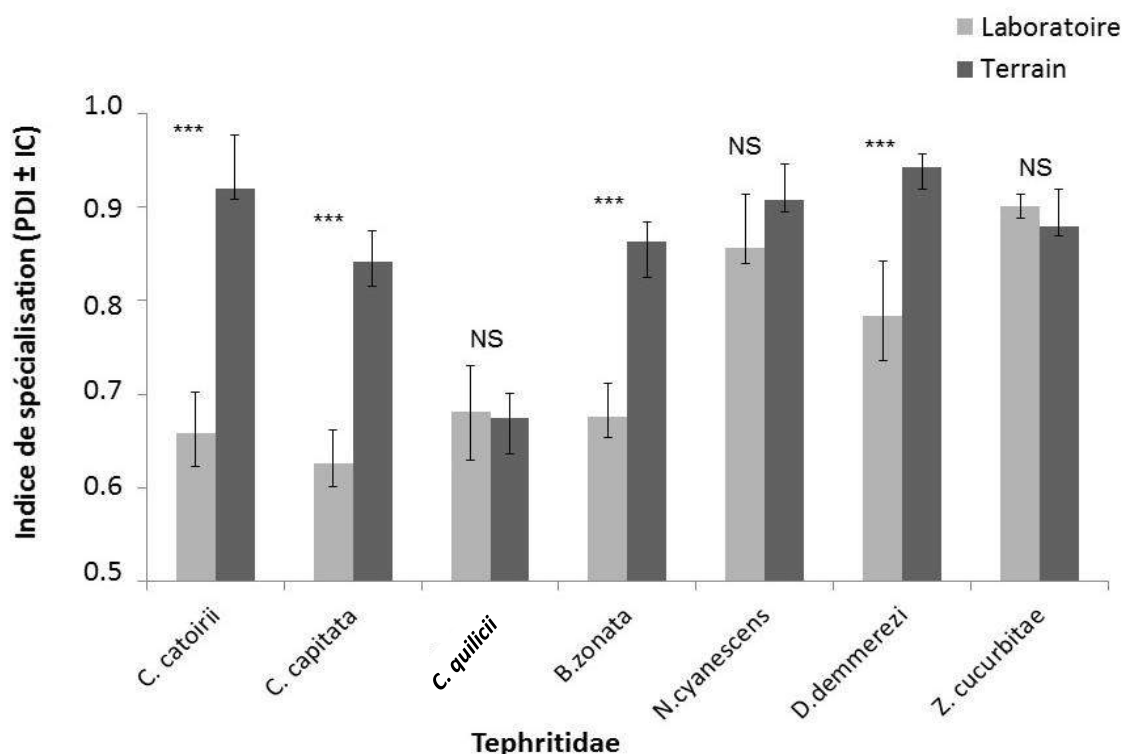
Le chevauchement de niches entre deux espèces de Tephritidae a été estimé en utilisant la survie larvaire mesurée au laboratoire et la fréquence à laquelle chaque espèce de fruit a été infestée par chaque espèce de Tephritidae sur terrain. Le chevauchement de niches ( $NO_i$ ) entre les paires d'espèces de Tephritidae a été calculé en utilisant l'indice de Pianka (1973) par la fonction *niche.overlap* ( ) du package *spaa* ( ) dans R. Cet indice est symétrique et compris entre 0 et 1, où 0 indique que les ressources sont utilisées par une seule espèce alors que 1 représente un chevauchement total des niches. Pour déterminer l'intervalle de confiance de l'indice de chevauchement des niches  $NO_i$ , la matrice des données originales (27 espèces de fruits par 7 espèces de Tephritidae) a été utilisée dans une méthode de bootstrap en tirant aléatoirement les données sur les lignes 1000 fois (algorithme de randomisation de type 3) (Winemiller et Pianka 1990). Ensuite, nous avons estimé l'intervalle de confiance (IC) à 5 % en calculant les quantiles (2.5 et 97.5) sur la distribution empirique des valeurs de l'indice de chevauchement des niches  $NO_i$ .

## 3. Résultats

### 3.1. Comparaison de la spécialisation au laboratoire et sur terrain

L'indice de spécialisation mesuré au laboratoire (Figure 44) était plus faible que l'indice de spécialisation mesuré sur terrain pour *C. catoirii*, *C. capitata*, *B. zonata*, and *D. demmerezii* et n'était pas significativement différent entre le laboratoire et le terrain pour *C. quilicii*, *N. cyanescens* et *Z. cucurbitae*. La comparaison des intervalles de confiance (IC) montre que la différence entre les indices de spécialisation mesurés au laboratoire et sur terrain était significative à 0.01% pour *C. catoirii*, *C. capitata*, *B. zonata* et *D. demmerezii* mais n'était pas significative à 5% pour *C. quilicii*, *N. cyanescens* and *Z. cucurbitae*.

Au laboratoire, l'indice de spécialisation  $PDI$  était plus faible pour *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata* que pour *D. demmerezii*, *Z. cucurbitae* et *N. cyanescens*. Sur terrain, l'indice de spécialisation  $PDI$  était plus élevé pour *C. catoirii*, *C. capitata*, *B. zonata*, *N. cyanescens*, *D. demmerezii* et *Z. cucurbitae* que pour *C. quilicii*.



**Figure 43.** Indice de spécialisation (PDI, Paired Difference Indices)  $\pm$  95% IC pour 7 espèces de Tephritidae sur 27 espèces de plantes hôtes basé sur la survie larvaire mesurée au laboratoire et la distribution des fréquences d'infestation sur terrain.

\*\*\* indique une différence significative à 0.1% entre les PDI mesurés au laboratoire et sur terrain par comparaison des intervalles de confiance (IC). NS indique une différence non significative entre les PDI mesurés au laboratoire et sur terrain par comparaison des intervalles de confiance

### 3.2. Signal phylogénétique dans l'utilisation des plantes hôtes au laboratoire et sur terrain

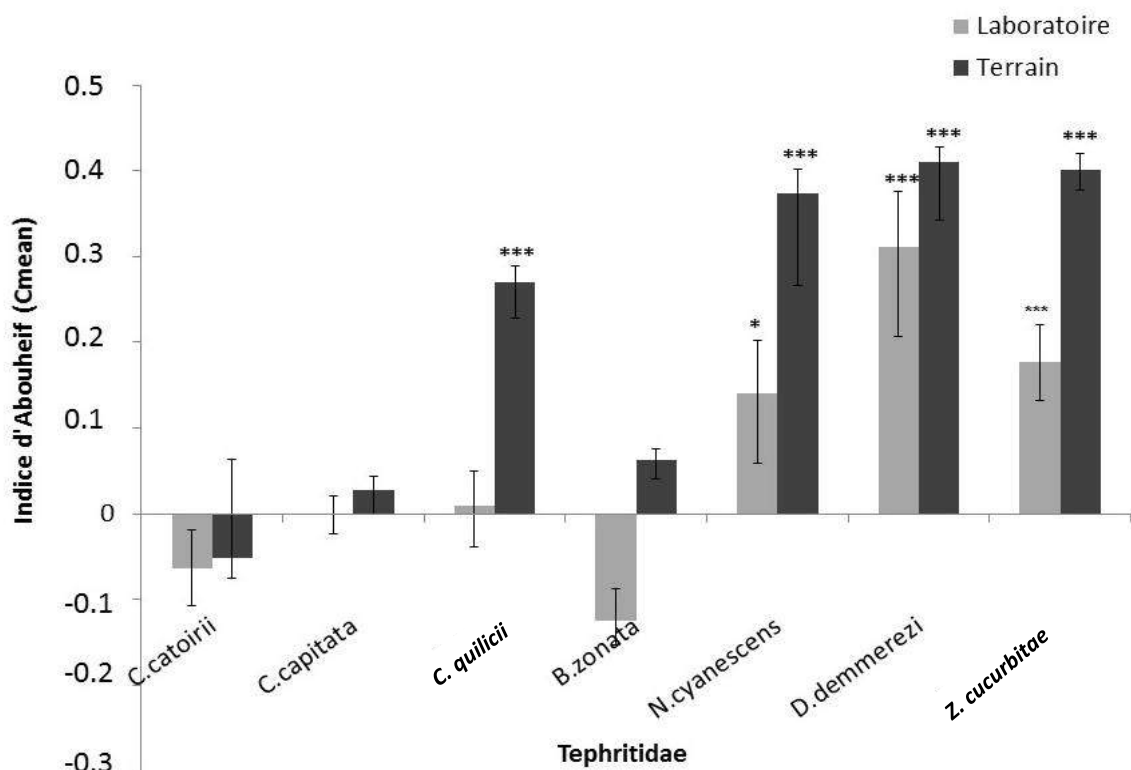
Pour les 7 espèces de Tephritidae, le signal phylogénétique d'Abouheif mesuré au laboratoire était plus faible que le signal phylogénétique mesuré sur terrain (Figure 44).

Le signal phylogénétique estimé avec les données de la survie larvaire au laboratoire était significatif pour *N. cyanescens* ( $C_{mean}=0.141$ ,  $P_{value}=0.027$ ), *D. demmerezi* ( $C_{mean}=0.311$ ,  $P_{value}< 0.001$ ) et *Z. cucurbitae* ( $C_{mean}=0.176$ ,  $P_{value}< 0.001$ ) et n'était pas significatif pour *C. catoirii* ( $C_{mean}=-0.064$ ,  $P_{value}=0.609$ ), *C. capitata* ( $C_{mean}=-0.16$ ,  $P_{value}=0.272$ ), *C. quilicii* ( $C_{mean}=0.009$ ,  $P_{value}=0.232$ ) et *B. zonata* ( $C_{mean}=-0.124$ ,  $P_{value}=0.917$ ).

En utilisant les données de terrain, le signal phylogénétique d'Abouheif était significatif pour *N. cyanescens* ( $C_{mean}=0.374$ ,  $P_{value}< 0.001$ ), *D. demmerezi* ( $C_{mean}=0.411$ ,  $P_{value}< 0.001$ ),



*Z. cucurbitae* ( $C_{mean}=0.401$ ,  $P_{value}< 0.001$ ) et *C. quilicii* ( $C_{mean}=0.271$ ,  $P_{value}< 0.001$ ), et n'était pas significatif pour *C. catoirii* ( $C_{mean}=-0.052$ ,  $P_{value}=0.547$ ), *C. capitata* ( $C_{mean}=0.027$ ,  $P_{value}=0.093$ ) et *B. zonata* ( $C_{mean}=0.062$ ,  $P_{value}=0.063$ ).



**Figure 44.** Signal phylogénétique des plantes hôtes utilisées par les 7 espèces de Tephritidae au laboratoire et sur terrain. Abouheif  $C_{mean} \pm 95\%$  IC. \* et \*\*\* indiquent que l'indice d'Abouheif est significatif respectivement à 0.05% et 0.001% selon les tests de Monte-Carlo.

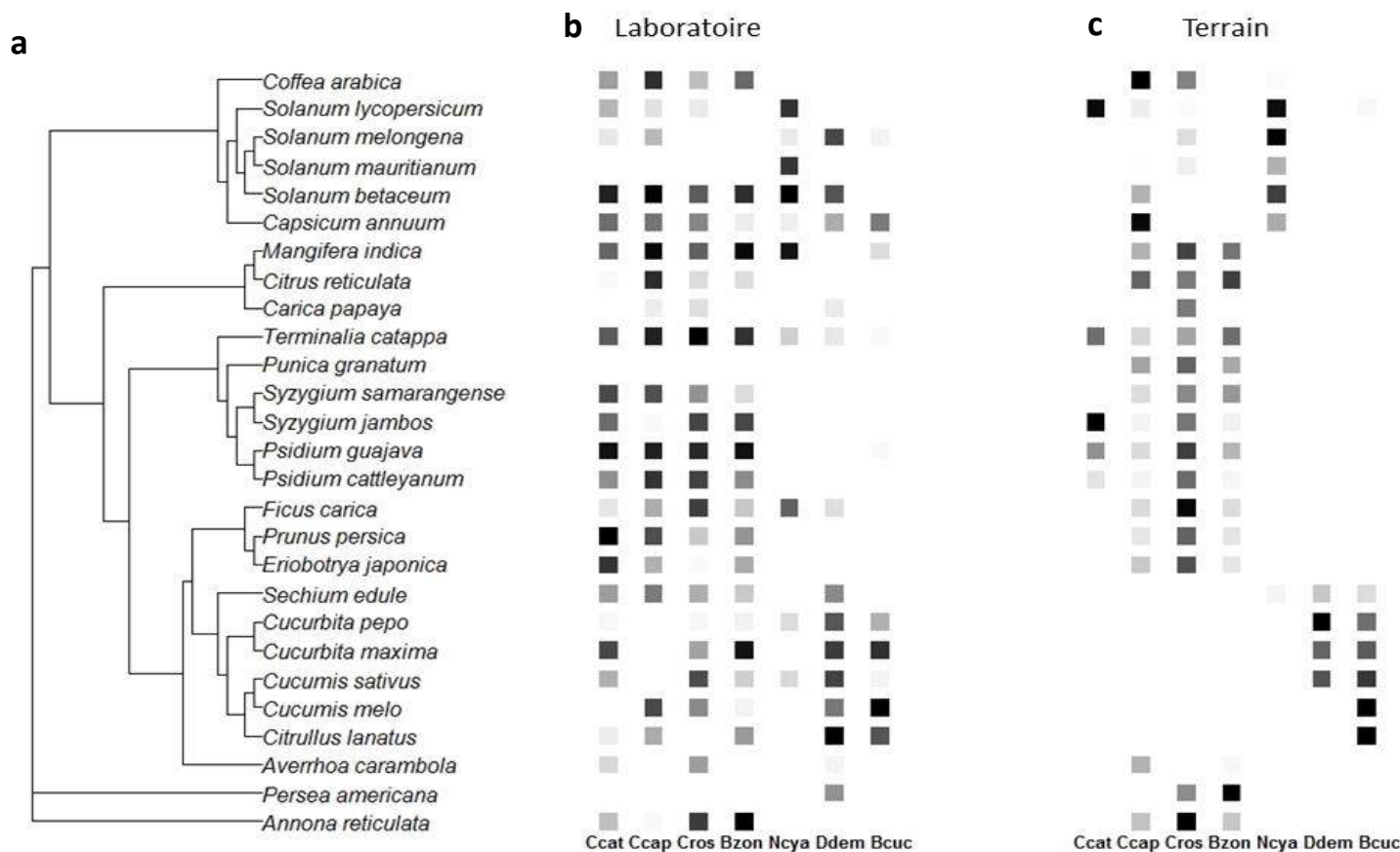
### 3.3. Comparaison entre les niches des spécialistes et des généralistes

Au laboratoire, les espèces spécialistes *N. cyanescens*, *D. demmerezi*, et *Z. cucurbitae* survivent sur un nombre de fruits relativement faible (Figure 45) avec un chevauchement de niches faible sauf entre *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* pour lesquelles le chevauchement de niches était de 69%. Les généralistes *C. catoirii*, *C. capitata*, *C. quilicii*, et *B. zonata* survivent sur un nombre relativement important d'espèces de fruits avec des chevauchements de niches élevés entre eux (>70%, Figure. 46).

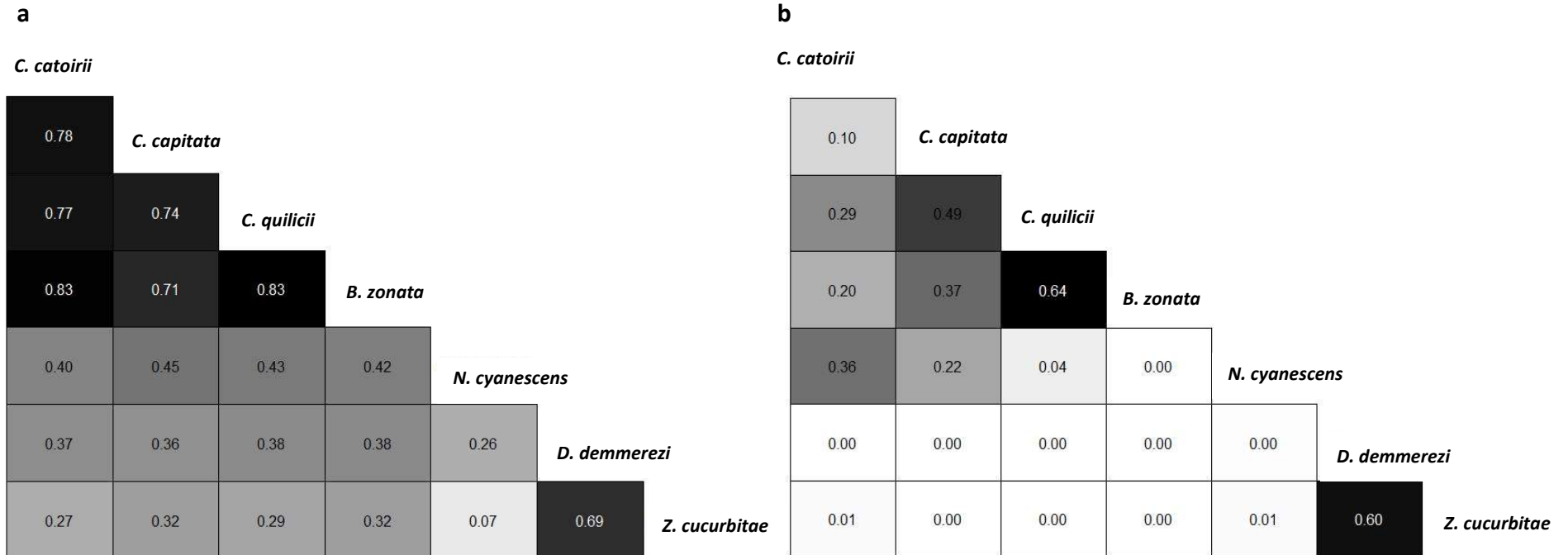
Sur terrain, les Tephritidae spécialistes sont associés à un nombre faible de fruits en comparaison des Tephritidae généralistes. Le chevauchement de niches était important entre *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* (60%) et entre *C. quilicii* et *B. zonata* (64%). L'espèce spécialiste *N. cyanescens* se développe avec une performance élevée sur les fruits de la

famille des Solanaceae à la fois au laboratoire et sur terrain mais elle est également capable de se développer avec une faible performance sur des fruits de la famille des Cucurbitaceae et des Combretaceae au laboratoire. *Dacus demmerezii* et *Z. cucurbitae* survivent sur les fruits de la famille des Cucurbitaceae au laboratoire et sur terrain et elles sont capables également de survivre au laboratoire sur les fruits de la famille des Solanaceae.

La gamme de plantes hôtes des Tephritidae généralistes inclut les fruits de la famille des Cucurbitaceae seulement au laboratoire. *Ceratitis catoirii* est associée à un faible nombre d'espèces de fruits sur terrain en comparaison de sa gamme de plantes hôtes au laboratoire (5 espèces vs. 21 espèces). *Ceratitis quilicii* survit au laboratoire ainsi que sur terrain sur les fruits de la famille des Rosaceae et des Myrtaceae et elle est capable également de se développer sur le terrain sur d'autres fruits comme *Eriobotrya japonica* et *Punica granatum*.



**Figure 45.** Phylogénie des plantes hôtes et réseaux d'interaction de la communauté des Tephritidae de la Réunion basée sur les données de laboratoire et du terrain. Les réseaux d'interaction sont composés de 7 espèces de Tephritidae et 27 espèces de fruits hôtes. (a) Arbre phylogénétique de 27 espèces de fruits hôtes, (b) Réseau d'interaction basé sur la survie larvaire mesurée au laboratoire. (c) Réseau d'interaction basé sur les fréquences d'infestations par les Tephritidae sur terrain. L'intensité de la couleur de chaque carré indique le niveau de survie larvaire au laboratoire et de la fréquence d'utilisation des fruits sur terrain (le noir représente le maximum de la survie ou de la fréquence d'utilisation). Ccat: *C. catoirii*, Ccap: *C. capitata*, Cros: *C. quilicii*, Bzon: *B. zonata*, Bcuc : *Z. cucurbitae*, Ddem: *D. demmerezi*, Ncya: *N. cyanescens*.



**Figure 46.** Chevauchement de niches calculé pour les 7 espèces de Tephritidae sur 27 espèces de plantes hôtes au laboratoire (a) et sur terrain (b). Une valeur élevée indique un chevauchement de niche très fort entre ces deux espèces.

#### 4. Discussion

Pour les Tephritidae spécialistes, notre étude montre que la niche fondamentale est plus large que la niche réalisée, et les espèces utilisent les mêmes familles des fruits dans les deux niches. *Neoceratitis cyanescens* se développe sur les fruits de la famille des Solanaceae dans sa niche fondamentale ainsi que dans sa niche réalisée. Les mouches des Cucurbitaceae *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* utilisent les fruits de la famille des Cucurbitaceae dans leurs niches réalisées et fondamentales. Le signal phylogénétique est significatif pour ces Tephritidae spécialistes dans les deux niches mais il est plus faible dans la niche fondamentale que dans la niche réalisée. Ceci peut être expliqué par le degré de spécialisation de chaque espèce de Tephritidae dans les deux niches, *N. cyanescens* est moins spécialiste dans sa niche fondamentale que dans sa niche réalisée en utilisant des Solanaceae et non-Solanaceae dans sa niche fondamentale. Également, *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* se développent sur des Cucurbitaceae et sur les non-Cucurbitaceae dans leurs niches fondamentales. Le chevauchement de niches entre les Tephritidae spécialistes est plus important dans la niche fondamentale que dans la niche réalisée et particulièrement important entre *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* dans les deux niches. Colwell et Futuyma (1971) ont indiqué que la présence d'un chevauchement de niches alimentaires entre deux espèces dans la nature peut être la preuve que les deux espèces sont en compétition. La compétition interspécifique entre *D. demmerezi* et *Z. cucurbitae* a été démontrée au laboratoire et les larves de *D. demmerezi* sont plus affectées par la compétition que les larves de *Z. cucurbitae* (Jacquard *et al.* 2010).

Les espèces généralistes, sauf *C. quilicii*, utilisent une gamme de plantes hôtes plus large dans leur niche fondamentale que dans leur niche réalisée. Pour *C. capitata*, *C. catoirii* et *B. zonata*, le signal phylogénétique n'était significatif ni dans la niche fondamentale, ni dans la niche réalisée. Au contraire *C. quilicii* a montré un signal phylogénétique significatif uniquement dans la niche réalisée malgré un indice de spécialisation équivalent dans les deux niches. *Ceratitis quilicii* utilise les Rosaceae et les Myrtaceae dans sa niche fondamentale ainsi que dans sa niche réalisée mais elle se développe aussi sur les Cucurbitaceae dans sa niche fondamentale et non dans sa niche réalisée où elle utilise d'autres fruits de la famille des Rosaceae comme *Eriobotrya japonica* et des fruits proches phylogénétiquement de familles des Rosaceae et Myrtaceae. Bien que *C. catoirii* soit une espèce généraliste dans sa niche fondamentale, elle a tendance à être spécialiste dans sa niche réalisée, probablement à cause

de la compétition avec les autres espèces envahissantes comme *C. capitata*, *C. quilicii* et *B. zonata* (Duyck *et al.* 2006a).

Pour la communauté des Tephritidae de La Réunion, notre étude a montré que la niche fondamentale est plus large que la niche réalisée pour les spécialistes que pour les généralistes à l'exception de *C. quilicii* pour laquelle les deux niches sont équivalentes. La différence entre les deux niches dépend du degré de chevauchement de niches entre les différentes espèces. Cette différence est faible dans le cas d'un faible chevauchement de niches entre deux espèces tel que pour *N. cyanescens* avec les autres espèces, et augmente avec l'augmentation du degré de chevauchement de niches. La différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée est plus importante pour les généralistes *C. catovirii*, *C. capitata*, et *B. zonata* que pour les spécialistes *N. cyanescens*, *D. demmerezi*, et *Z. cucurbitae*. Sur terrain, les Tephritidae généralistes ont tendance à éviter les plantes hôtes sur lesquelles les spécialistes sont très performantes. L'hypothèse de “*jack of all trades is master of none*” explique les contraintes d'utilisation des plantes hôtes résultant des coûts pour la *fitness* : les insectes phytophages généralistes devraient avoir une *fitness* plus faible pour des plantes hôtes utilisées en commun avec les espèces spécialistes même si leur *fitness* moyenne sur les différentes plantes hôtes est supérieure à celle des insectes spécialistes (Futuyma et Moreno 1988; Joshi et Thompson 1995). Cette hypothèse est fréquemment utilisée pour expliquer la prédominance des spécialistes sur leurs plantes hôtes, et cette spécialisation évolue comme une conséquence du *trade-off* dans les performances des insectes sur différentes plantes hôtes (McPeck 1996; Ravigné *et al.* 2009).

La restriction de la niche réalisée d'une espèce sous l'effet de la compétition avec une autre espèce a été démontrée pour les Tephritidae généralistes qui ont envahi La Réunion (Duyck *et al.* 2004). La hiérarchie de la compétition interspécifique coïncide avec la séquence temporelle d'invasion, où l'espèce de Tephritidae la plus récemment établie présente une tendance à être compétitivement dominante par rapport aux autres espèces généralistes (Duyck *et al.* 2006a) et spécialistes (Jacquard *et al.* 2010) préalablement établies. Les résultats de notre étude et les résultats obtenus précédemment suggèrent que la différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée pour les espèces généralistes et spécialistes diminue selon la hiérarchie de la compétition interspécifique, c'est-à-dire cette différence est plus faible pour les dernières espèces établies. Chez les Tephritidae spécialistes, la différence entre les deux niches est plus importante pour l'espèce indigène *D. demmerezi* que pour l'espèce invasive *Z. cucurbitae*. Chez les Tephritidae généralistes, cette différence est plus importante

pour l'espèce endémique *C. catoirii* que pour l'espèce invasive *C. capitata*. Cette différence est encore plus faible dans le cas de la deuxième espèce invasive *C. quilicii*, pour laquelle sa niche fondamentale est égale à sa niche réalisée. *Bactrocera zonata* présente un cas récent d'invasion à La Réunion et elle est encore dans le processus d'expansion ; ce qui peut expliquer la différence importante entre sa niche fondamentale et sa niche réalisée. Lorsque les espèces envahissantes s'intègrent dans une communauté résidente, elles perturbent le fonctionnement de cette communauté et potentiellement créent de nouvelles associations entre les espèces résidentes (Elliott *et al.* 1996; Goulson 2003; Strauss *et al.* 2006). Nous nous attendons à ce que *B. zonata* augmente sa niche réalisée en diminuant les niches réalisées de *C. quilicii*, *C. capitata* et *C. catoirii*.

Cette étude s'intéresse également au signal phylogénétique des plantes hôtes utilisées par les Tephritidae pour leurs niches fondamentale et réalisée. Nous avons constaté que les Tephritidae spécialistes se nourrissent sur les espèces de fruits étroitement liées alors que les Tephritidae généralistes se nourrissent sur des plantes phylogénétiquement éloignées. Ces résultats peuvent être expliqués par la phénologie de la fructification (disponibilité des fruits) des différentes espèces de plantes hôtes dans la nature (niche réalisée). Les Solanaceae et les Cucurbitaceae utilisés par les Tephritidae spécialistes sont disponibles tout au long de l'année à La Réunion alors que les espèces des plantes hôtes utilisées par les Tephritidae généralistes sont disponibles seulement sur une courte période durant l'année (Charlery de la Masselière, M., doctorat en cours 2014/2017; Quilici et Jeuffrault 2001). La capacité à apprendre et mémoriser est plus importante chez les insectes phytophages généralistes que chez les spécialistes (Bernays 2001; Bernays *et al.* 2004; Tapia *et al.* 2015).

Dans le cas des Tephritidae, des études précédentes ont montré que l'espèce spécialiste *Bactrocera cucumis* utilise des plantes hôtes étroitement liées contrairement à l'espèce généraliste *Bactrocera tryoni* (Balagawi *et al.* 2013). La tendance des espèces spécialistes à utiliser des plantes étroitement liées a été documentée chez la tribu des Cephaleiini (Descampe *et al.* 2008) et plus généralement chez les insectes phytophages (Niemelä et Mattson 1996; Weiblen *et al.* 2006). La relation entre les préférences alimentaires des insectes phytophages et la phylogénie des communautés de plantes hôtes suggère que de nombreuses espèces d'insectes sont spécialistes de certains clades (Novotny *et al.* 2002; Novotny et Basset 2005; Ødegaard *et al.* 2005; Weiblen *et al.* 2006). L'association très étroite montrée dans notre étude entre les Tephritidae spécialistes et les espèces des plantes liées génétiquement à la fois dans la niche fondamentale et dans la niche réalisée suggère qu'acquérir de nouvelles

plantes hôtes par les spécialistes sera plus facile entre les plantes étroitement liées qu'entre les plantes non apparentées. Par conséquent, mettre en évidence ce comportement peut être utile pour prédire si certaines espèces spécialistes sont en mesure d'envahir avec succès de nouveaux habitats et régions. Dans ce contexte, Niemelä et Mattson (1996) ont montré que les insectes exotiques colonisant une nouvelle zone géographique ont la possibilité de se développer sur des nouvelles espèces de plantes hôtes, si seulement ces nouveaux hôtes sont suffisamment abondants et sont taxonomiquement liés à leurs gammes d'hôtes potentielles.



## Conclusion générale

Nous avons montré que le trimedlure est plus efficace que l'huile de gingembre pour la surveillance et la détection précoce de *C. capitata*. Il peut ainsi être utilisé en Tunisie dans les systèmes de surveillance contre ce ravageur. Il est recommandé également de changer les capsules à trimedlure toutes les 6 semaines dans les conditions estivales. L'évaluation de l'efficacité de la lutte chimique a permis de conclure que le Spinosad représente une bonne alternative au Malathion, mais son utilisation dans les applications d'appât par voie aérienne ou terrestre ne doit pas être considérée comme la seule méthode de lutte contre *C. capitata*. Elle doit faire partie d'une approche de lutte intégrée qui implique l'utilisation de différents systèmes compatibles pour le contrôle des populations de *C. capitata* sous un seuil où les dégâts sont économiquement tolérables. Cette étude a permis également de prouver l'efficacité de la technique attract-and-kill dans la gestion des populations de *C. capitata*. Le piégeage de masse à base de l'attractif alimentaire Ceratrap® assure une bonne protection des cultures d'agrumes, d'abricotier et de figuier contre la mouche *C. capitata*. Les deux systèmes de bait station (Ceranock® et AAL&K®) sont efficaces dans la réduction de la population de *C. capitata* dans les cultures d'agrumes et de pêchers et dans le maintien du taux de fruits piqués à un niveau faible acceptable par les agriculteurs. Les résultats ont montré également que ces dispositifs de bait station sont moins nocifs pour les insectes non cibles que les traitements chimiques. Le piégeage de masse et le bait station appliqués seuls en vergers, sans faire recours à l'utilisation d'insecticides, représentent une bonne alternative aux traitements insecticides classiques. L'application de cette technique et l'utilisation du Spinosad dans une stratégie de lutte intégrée améliore le contrôle de *C. capitata* en assurant une production de fruits de bonne qualité.

Ce travail de thèse a également permis de mieux comprendre les relations entre les espèces d'une communauté de Tephritidae et leurs plantes hôtes. Les plantes hôtes influencent la survie larvaire, le temps de développement larvaire et le poids pupal de 7 espèces de Tephritidae étudiées. Ces traits de vie sont positivement corrélés l'un à l'autre montrant que la survie larvaire est un bon estimateur de la *fitness* pour les Tephritidae. La hiérarchie des performances des larves suggère que les plantes hôtes ne sont pas équivalentes sur le plan nutritif et que les Tephritidae n'ont pas le même besoin en éléments nutritifs. Les Tephritidae oligophages se développent sur les fruits riches en eau alors que les Tephritidae polyphages utilisent les fruits très riches en lipide, sucre, et fibre. La composition biochimique

des fruits semble donc être un facteur déterminant dans l'association entre les fruits et les différentes espèces de Tephritidae. La spécialisation d'hôte est déterminée non seulement par les performances larvaires mais aussi par les préférences des femelles. Dans notre cas, seulement les performances larvaires des Tephritidae ont été évaluées. La caractérisation des préférences des femelles de ces espèces pour la même gamme de plantes hôtes est en cours au laboratoire (Charlery de la Masselière, M. doctorat en cours 2014/2017). Ceci permettra, notamment, de comprendre si les performances larvaires sont positivement corrélées aux préférences des femelles et de tester ainsi l'hypothèse de corrélation entre préférences et performances.

La différence entre la niche fondamentale et la niche réalisée est plus forte pour les Tephritidae généralistes que pour les Tephritidae spécialistes. Cette différence varie en fonction du degré de chevauchement des niches et par conséquent en fonction des performances en compétition interspécifique. Dans la communauté des Tephritidae spécialistes et généralistes, l'espèce invasive dominante, *C. quilicii* a montré sa capacité à occuper la plus grande proportion, voire la totalité de sa niche fondamentale.

En plus de décrire la niche fondamentale et réalisée pour les sept espèces de Tephritidae, notre étude met en évidence également le potentiel de changement de plantes hôtes pour chaque espèce ainsi que la diversité des plantes hôtes sur lesquelles chaque Tephritidae est capable de se développer lors de son expansion spatiale. Les Tephritidae spécialistes utilisent des plantes hôtes liées phylogénétiquement et riches en eau dans leur niche fondamentale et réalisée contrairement aux espèces généralistes. Si une espèce de Tephritidae spécialiste envahit une nouvelle région, on s'attend à ce qu'elle utilise ses plantes hôtes caractéristiques ou qu'elle colonise de nouvelles espèces de plantes hôtes appartenant au même clade que ses plantes hôtes d'origine. Ceci n'est pas valable pour les Tephritidae généralistes pour lesquelles le changement de la gamme de plantes hôtes peut être prédit par la composition biochimique des fruits plutôt que par la phylogénie des plantes hôtes. Déterminer comment les Tephritidae sont capables d'envahir de nouvelles régions pourrait aider à prévenir les invasions, en particulier dans le cadre des analyses de risque phytosanitaire (ARP) et des procédures de quarantaine associées. *Bactrocera zonata* compte parmi les espèces connues pouvant être potentiellement invasive en Tunisie. Sa niche écologique se chevauche beaucoup avec celle de *C. capitata* et elle est plus compétitive que *C. capitata*. En cas d'invasion, on s'attend à terme que cette espèce puisse occuper la totalité de sa niche fondamentale mesurée dans cette étude. *Zeugodacus cucurbitae*, est inscrite

également sur la liste des espèces de quarantaine pour la Tunisie, alors que *Dacus frontalis* représente la première espèce oligophage qui a récemment envahi ce territoire. Il serait donc nécessaire de définir les niches fondamentales et réalisées de *D. frontalis* et d'étudier la compétition interspécifique entre cette espèce et *Z. cucurbitae*.

## References bibliographiques

- Abozeid WM, Nadir A (2012) Physicochemical and organoleptic characteristics of loquat fruit and its processing. *Nat Sci* 10:108-113.
- Abrams P (1980) Some comments on measuring niche overlap. *Ecology* 61:44-49.
- Acosta Quezada PG, Raigon MD, Riofrio Cuenca T, Garcia Martinez MD, Plazas M, Burneo JJ, Figueroa JG, Vilanova S et al. (2015) Diversity for chemical composition in a collection of different varietal types of tree tomato (*Solanum betaceum* Cav.), an Andean exotic fruit. *Food Chem* 169:327-335.
- Alemaný A, Miranda M, Alonso R, Escorza CM (2004) Efectividad del trampeo masivo de hembras de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) a base de atrayentes alimentarios. “Efecto-borde” y papel de los frutales abandonados como potenciadores de la plaga. *Bol San Veg Plagas* 30:255-264.
- Alfaro C, Vacas S, Zarzo M, Navarro-Llopis V, Primo J (2010) Solid phase microextraction of volatile emissions of *Ceratitis capitata* (Wiedemann)(Diptera: Tephritidae): Influence of fly sex, age, and mating status. *J Agric Food Chem* 59:298-306.
- Ali JG, Agrawal AA (2012) Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends Plant Sci* 17:293-302.
- Aljane F, Ferchichi A (2009) Postharvest chemical properties and mineral contents of some fig (*Ficus carica* L.) cultivars in Tunisia. *J Food Agric Environ* 7:209-212.
- Allwood A, Vueti E, Leblanc L, Bull R (2002) Eradication of introduced *Bactrocera* species (Diptera: Tephritidae) in Nauru using male annihilation and protein bait application techniques. In: Veitch CR, Clout MN (eds) *Turning the tide: The eradication of invasive species*. Switzerland and Cambridge UK, pp 19-25.
- Alonso Muñoz A, García Marí F (2009) Factors which influence the efficacy of mass-trapping to control the medfly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Boletín de Sanidad Vegetal* 35:401-418.
- Aluja M, Díaz-Fleischer F, Arredondo J (2004) Non-host status of commercial *Persea americana* ‘Hass’ to *Anastrepha ludens*, *Anastrepha obliqua*, *Anastrepha serpentina*, and *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) in Mexico. *J Econ Entomol* 97:293-309.
- Aluja M, Mangan RL (2008) Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: Critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annu Rev Entomol* 53:473-502.
- ANSES (2015) Agence nationale de sécurité sanitaire de l’alimentation, de l’environnement et du travail :Table ciqua1, <https://pro.anses.fr/tableciqua1/index.htm>.
- Aravind G, Debjit B, Duraivel S, Harish G (2013) Traditional and medicinal uses of *Carica papaya*. *J Med Plants Stud* 1:7-15.
- Ashraf C, Iqbal S, Ahmed D (2011) Nutritional and physicochemical studies on fruit pulp, seed and shell of indigenous *Prunus persica*. *J Med Plants Res* 5:3917-3921.
- Asokan R, Rebijith K, Singh SK, Sidhu A, Siddharthan S, Karanth PK, Ellango R, Ramamurthy V (2011) Molecular identification and phylogeny of *Bactrocera species* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 94:1026-1035.
- Atiama NT (2014) Réponse des femelles de *Bactrocera cucurbitae* (Diptera, Tephritidae) aux composés volatils de fruits-hôtes. Thèse, Université de La Réunion. 327pp.

- Augustinos AA, Kyritsis GA, Papadopoulos NT, Abd-Alla AM, Cáceres C, Bourtzis K (2015) Exploitation of the medfly gut microbiota for the enhancement of sterile insect technique: Use of *Enterobacter* sp. in larval diet-based probiotic applications. PloS one 10:6-12.
- Awmack CS, Leather SR (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. Annu Rev Entomol 47:817-844.
- Bachrouh O (2003) Lutte biologique contre la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera: Tephritidae) par le biais de bio-pesticides. Mémoire de Mastère, Institut National Agronomique de Tunisie, Tunisia. 110pp.
- Balagawi S, Vijayasegaran S, Drew RA, Raghu S (2005) Influence of fruit traits on oviposition preference and offspring performance of *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae) on three tomato (*Lycopersicon lycopersicum*) cultivars. Aust J Entomol 44:97-103.
- Balagawi S, Drew RA, Clarke AR (2013) Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: Is either theory useful? Arth Plant Int 7:299-313.
- Baliraine F, Bonizzoni M, Guglielmino C, Osir E, Lux S, Mulaa F, Gomulski L, Zheng L et al. (2004) Population genetics of the potentially invasive African fruit fly species, *Ceratitis rosa* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera: Tephritidae). Mol Ecol 13:683-695.
- Barclay HJ, Li C (1991) Combining methods of pest control: Minimizing cost during the control program. Theor Popul Biol 40:105-123.
- Barry JD, Vargas RI, Miller NW, Morse JG (2003) Feeding and foraging of wild and sterile Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the presence of spinosad bait. J Econ Entomol 96:1405-1411.
- Bateman M (1972) The ecology of fruit flies. Annu Rev Entomol 17:493-518.
- Beaumont LJ, Gallagher RV, Thuiller W, Downey PO, Leishman MR, Hughes L (2009) Different climatic envelopes among invasive populations may lead to underestimations of current and future biological invasions. Divers Distrib 15:409-420.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006) Ecology: From individuals to ecosystems, 4 edn. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 759pp
- Behmer ST (2009) Insect herbivore nutrient regulation. Annu Rev Entomol 54:165-87.
- Bello OO, Bello TK, Fashola MO, Oluwadun A (2014) Microbiological quality of some locally produced fruit juices in Ogun state, South Western Nigeria. J Microbiol Res 2:1-8.
- Belsito M, Hill RA, Klaassen CD, Liebler D, Marks Jr JG, Ronald C (2012) Tentative safety assessment: *Cucumis Sativus* (Cucumber) derived ingredients as used in cosmetics, Washington. 64pp.
- Benson DA, Karsch-Mizrachi I, Lipman DJ, Ostell J, Wheeler DL (2006) GenBank. Nucleic acids research 34:D16-D20.
- Bernays E, Chapman R (1994) Host-plant selection by phytophagous insects. In: Bernays E, Chapman R (eds) Behavior: The process of host-plant selection, vol 2. Springer US, New York, pp 95-165.
- Bernays E (2001) Neural limitations in phytophagous insects: Implications for diet breadth and evolution of host affiliation. Annu Rev Entomol 46:703-727.
- Bernays E, Singer M, Rodrigues D (2004) Foraging in nature: Foraging efficiency and attentiveness in caterpillars with different diet breadths. Ecol Entomol 29:389-397.

- Beroza M, Green N, Gertler S, Steiner L, Miyashita D (1961) Insect Attractants, new attractants for the Mediterranean fruit fly. *J Agric Food Chem* 9:361-365.
- Berthelie P, Lipchitz A (2005) Quel rôle joue l'agriculture dans la croissance et le développement? *Revue Tiers Monde* 183:603-624.
- Bhasker B, Shantaram M (2013) Morphological and biochemical characteristics of *Averrhoa* fruits. *J Pharm Chem Biol Sci* 3:924-928.
- Bodenheimer FS (1951) Citrus entomology in the middle East with special references to Egypt, Iran, Irait, Palestine, Syria, Turkey. *Junk-The Hague* :35-663.
- Bonizzoni M, Malacrida A, Guglielmino C, Gomulski L, Gasperi G, Zheng L (2000) Microsatellite polymorphism in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Insect Mol Biol* 9:251-261.
- Bostanian NJ, Thistlewood HA, Hardman JM, Laurin MC, Racette G (2009) Effect of seven new orchard pesticides on *Galendromus occidentalis* in laboratory studies. *Pest Manag Sci* 65:635-639.
- Bouagga S, Hassan N, Kamel Ben Halima M, Jammazi A, Djelouah K, Al-Zaidi S (2014) Evaluation of an "Attract and Kill" system to combat *Ceratitis capitata* on peach trees in Tunisia. *J Agr Sci Tech* 4:612-619.
- Boudries H, Madani K, Touati N, Souagui S, Medouni S, Chibane M (2014) Pulp antioxidant activities, mineral contents and juice nutritional properties of Algerian clementine cultivars and mandarin. *Afr J Biotechnol* 11:4285-4267.
- Boulahia-Kheder S, Jerraya A, Fezzani M et Jrad F (2010) Premiers résultats en Tunisie sur la capture de masse, moyen alternatif de lutte contre la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Annales de l'INRAT* 82:168-180.
- Boulahia-Kheder S, Loussaïef F, Ben Hmidène A, Trabelsi I, Jrad F, Akkari Y, Fezzani M (2012) Evaluation of two IPM programs based on mass trapping against the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* on citrus orchards. *TJPP* 7:55-68.
- Braga L, Diniz IR (2015) The abundance of specialist and generalist lepidopteran larvae on a single host plant species: Does spatial scale matter? *Fla Entomol* 98:954-961.
- Brévault T, Quilici S (1999) Factors affecting behavioural responses to visual stimuli in the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyaneescens*. *Physiol Entomol* 24:333-338.
- Brévault T, Quilici S (2000) Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyaneescens*. *Entomol Exp Appl* 94:25-30.
- Brévault T, Duyck PF, Quilici S (2008) Life-history strategy in an oligophagous tephritid: The tomato fruit fly, *Neoceratitis cyaneescens*. *Ecol Entomol* 33:529-536.
- Burkill HM (1995) The useful plants of west tropical Africa. Royal Botanic Gardens, Kew, USA. 857pp.
- Campos R, Acuna-Retamar M, Botto-Mahan C, Ortiz S, Cattán PE, Solari A (2007) Susceptibility of *Mepraia spinolai* and *Triatoma infestans* to different *Trypanosoma cruzi* strains from naturally infected rodent hosts. *Acta tropica* 104:25-29.
- Carey J (1984) Host-specific demographic studies of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata*. *Ecol Entomol* 9:261-270.
- Castillo M-A, Moya P, Hernández E, Primo-Yufera E (2000) Susceptibility of *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae) to entomopathogenic fungi and their extracts. *Biol Control* 19:274-282.

- Chang CL, Cho IK, Li QX (2012) Laboratory evaluation of the chemosterilant lufenuron against the fruit flies *Ceratitis capitata*, *Bactrocera dorsalis*, *B. cucurbitae*, and *B. latifrons*. *J Asia Pacific Entomol* 15:13-16.
- Chang CL, Cho IK, Li QX, Manoukis NC, Vargas RI (2013) A potential field suppression system for *Bactrocera dorsalis* Hendel. *J Asia Pacific Entomol* 16:513-519.
- Chapman R (1974) The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: A review. *Bull Entomol Res* 64:339-363.
- Chapman R (2009) Foraging and food choice in phytophagous insects. In: Hardege JD (ed) *Chemical Ecology*. Eolss Publishers, Oxford, pp 99-141.
- Cheikh M, Howell JF, Harris EJ, Salah HB, Soria F (1975) Suppression of the mediterranean fruit fly in Tunisia with released sterile insects. *J Econ Entomol* 68(2): 237-243.
- Chen N, Li H (1996) Cultivation and breeding of eggplant. Training Workshop on Vegetable Cultivation and Seed Production. 26pp.
- Chouibani M, Ouizbouben A, Kaack H (2001) *Ceratitis capitata* Wied (Diptera : Tephritidae). In: Direction de la Protection des Végétaux et des Contrôles Techniques et de la Répression des Fraudes GT (ed) *Protection intégrée en agrumiculture*, Rabat, pp 23-71.
- Christenson L, Foote RH (1960) Biology of fruit flies. *Annu Rev Entomol* 5:171-192.
- Chueca P, Montón H, Luís Ripollés J, Castañera P, Moltó E, Urbaneja A (2007) Spinosad bait treatments as alternative to malathion to control the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in the Mediterranean Basin. *J Pestic Sci* 32:407-411.
- Clausen CP, Clancy DW, Chock Q (1965) Biological control of the oriental fruit fly (*Dacus dorsalis* Hendel) and other fruit flies in Hawaii. US Government Print Office, Washington. 102pp.
- Clausen CP (1978) Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: A world review. Department of Agriculture, United States. 480pp
- Colwell RK, Futuyma DJ (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-576.
- Colwell RK, Fuentes ER (1975) Experimental studies of the niche. *Annu Rev Ecol Syst* 6:281-310.
- Craig TP, Itami JK (2008) Evolution of preference and performance relationships. In: Tilmon KJ (ed) *Specialization, speciation, and radiation. The evolutionary biology of herbivorous insects* University of California Press, London, pp 20-28.
- Cunningham RT, Suda, DY (1986) Male annihilation through mass trapping of male flies with ethyleugenol to reduce infestation of oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) larvae in papaya. *J Econ Entomol* 79(6): 1580-1582.
- Cunningham R (1989) Parapheromones. In: Robinson A, Hooper G (eds) *Fruit flies their biology, natural enemies and control*, vol 3A. Elsevier, Amsterdam, pp 221-230.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9:772-772.
- De Meyer M (2000) Systematic revision of the subgenus *Ceratitis* MacLeay ss (Diptera, Tephritidae). *Zool J Linn Soc* 128:439-467.
- De Meyer M, Robertson MP, Mansell MW, Ekesi S, Tsuruta K, Mwaiko W, Vayssières J, Peterson AT (2010) Ecological niche and potential geographic distribution of the invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera, Tephritidae). *Bull Entomol Res* 100:35-48.

- De Meyer M (2013) Use of attract and kill devices for fruits fly control TEAM newsletter, vol. 13, p 14.
- DeBach P (1966) The competitive displacement and coexistence principles. *Annu Rev Entomol* 11:183-212.
- Deguine JP, Ferron P, Russell D (2008) Protection des cultures: De l'agrochimie à l'agroécologie. Editions Quae, Paris. 187pp.
- Delrio G, Zumreoglu A (1983) Attractability range and capture efficiency of medfly traps. *Fruit Flies of Economic Importance*, AA Balkema, Rotterdam:445-450.
- Delvare G, Aberlenc HP (1989) Les insectes d'Afrique et d'Amérique tropicale: Clés pour la reconnaissance des familles. Editions Quae, France. 289pp.
- Descampe A, Meskens C, Pasteels J, Windsor D, Hance T (2008) Potential and realized feeding niches of neotropical Hispine beetles (Chrysomelidae: Cassidinae, Cephaloleiini). *Environ Entomol* 37:224-229.
- Dhillon M, Singh R, Naresh J, Sharma H (2005) The melon fruit fly, *Bactrocera cucurbitae*: A review of its biology and management. *J Insect Sci* 5:1-16.
- Di Giulio M, Edwards PJ (2003) The influence of host plant diversity and food quality on larval survival of plant feeding heteropteran bugs. *Ecol Entomol* 28:51-57.
- Díaz-Fleischer F, Aluja M (2003) Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: The case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Ecol Entomol* 28:268-277.
- Dikshit M, Samudrasok RK (2011) Nutritional evaluation of outer fleshy coat of *Terminalia catappa* fruit in two varieties. *Int J Food Sci Nutr* 62:47-51.
- Divya P, Pandey V (2014) Natural antioxidants and phyto-chemicals in plant foods. Satish serial publishing house India. 366pp.
- Dormann CF (2011) How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* 1(1): 1-20.
- Downham M, McVeigh L, Moawad G (1995) Field investigation of an attracticide control technique using the sex pheromone of the Egyptian cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull Entomol Res* 85:463-472.
- Dray S, Dufour A-B (2007) The ade4 package: Implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22:1-20.
- Driouchi A (1990) Evaluation économique des pertes causées par la mouche méditerranéenne des fruits: Cas de l'économie agricole tunisienne. AIEA/FAO Tunisie, 22pp.
- Duyck PF, Quilici S (2002) Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bull Entomol Res* 92:461-469.
- Duyck PF, David P, Quilici S (2004) A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecol Entomol* 29:511-520.
- Duyck PF, David P, Junod G, Brunel C, Dupont R, Quilici S (2006a) Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology* 87:1770-1780.
- Duyck PF, David P, Quilici S (2006b) Climatic niche partitioning following successive invasions by fruit flies in La Réunion. *J Anim Ecol* 75:518-526.



- Duyck PF, David P, Pavoine S, Quilici S (2008) Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecol Entomol* 33:439-452.
- Ebbinghaus D, Losel P, Romeis J, Cianciulli-Teller M, Leusch H, Olszak R, Pluciennik Z, Scherckenbeck J (2001) Appeal: Efficacy and mode of action of attract and kill for codling moth control. *IOBC wprs Bulletin* 24:95-100.
- Eissa HA, Bareh GF, Ibrahim AA, Moawad RK, Ali HS (2013) The effect of different drying methods on the nutrients and non-nutrients composition of zucchini (green squash) rings. *J Appl Sci Res* 9:5380-5389.
- Ekesi S, Nderitu PW, Chang CL (2007) Adaptation to and small-scale rearing of invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on artificial diet. *Ann Entomol Soc Am* 100:562-567.
- Ekesi S (2010) Combating fruit flies in Eastern and Southern Africa (COFESA): Elements of a strategy and action plan for a regional cooperation program. World Bank, pp 9-11.
- El-Sayed A, Suckling D, Wearing C, Byers J (2006) Potential of mass trapping for long-term pest management and eradication of invasive species. *J Econ Entomol* 99:1550-1564.
- El-Shobaki F, El-Bahay A, Esmail R, El-Megeid A, Esmail N (2010) Effect of figs fruit (*Ficus carica* L.) and its leaves on hyperglycemia in alloxan diabetic rats. *World J Dairy food Sci* 5:47-57.
- Elliott N, Kieckhefer R, Kauffman W (1996) Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105:537-544.
- Elton C (1927) *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, LTD. London. 260pp.
- Emerson BC, Gillespie RG (2008) Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol Evol* 23:619-630.
- Epsky ND, Heath RR (1998) Exploiting the interactions of chemical and visual cues in behavioral control measures for pest tephritid fruit flies. *Fla Entomol* 81:273-282.
- Erbout N, De Meyer M, Vangestel C, Lens L (2009) Host plant toxicity affects developmental rates in a polyphagous fruit fly: Experimental evidence. *Biol J Linnean Soc* 97:728-737.
- Etienne J (1972) Principales Trypetides nuisibles de l'Ile de la Reunion. *Soc Entomol France Ann* 8: 485-491.
- Etienne J (1982) Etude systématique, faunistique et écologique des Tephritides de La Réunion. Thèse, École Prat. Hautes Études, Paris - France. 100pp.
- FAO / IAEA ( 1993) Programme d'eradication de la mouche méditerranéenne des fruits en Algérie, en Jamahiriya Arabe Libyenne, au Maroc et en Tunisie. Tec. Doc. STI/PUB/943. 50pp.
- Farrell BD, Mitter C, Futuyma DJ (1992) Diversification at the insect-plant interface. *BioScience* 42:34-42.
- Farrell BD, Mitter C (1993) Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp 253-266.
- Fauvel G, Atger P, Cotton D, Faivre A (1981) Etude de l'évolution des insectes auxiliaires et de leurs relation avec le psille du poirier (*Psylla pyri* L.) et l'acarier rouge (*Panonychus ulmi* Koch) dans deux vergers du Sud-Est de la France en 1979. *Agronomie, Paris* 1:813-820.

- Feder JL, Reynolds K, Go W, Wang EC (1995) Intra-and interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Oecologia* 101:416-425.
- Fernandes Da Silva PG, Zucoloto FS (1993) The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *J Insect Physiol* 39:883-887.
- Feron M (1962) L'instinct de reproduction chez la mouche Méditerranéenne des fruits (*Ceratitis capitata* Wiedemann)(Diptera, Tephritidae): Comportement sexuel, comportement de ponte. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France* 41:1-129.
- Ficsor E, Szentmihályi K, Lemberkovics É, Blázovics A, Balázs A (2013) Analyses of *Ficus carica* L. volatil components and mineral content. *Eur Chem Bull* 2:126-129.
- Fimiani P (1989) Pest status: Mediterranean region. In: Robinson A, Hooper G (eds) *Fruit flies: Their biology, natural enemies and control*, vol 3. Elsevier, Amsterdam, pp 37-50.
- Finglas P, Roe M, Pinchen H, Berry R, Church S, Dodha S, Farron Wilson M, Swan G (2015) McCance and Widdowson's the composition of foods, Cambridge, UK. Royal Society of Chemistry. 39pp.
- Finke DL, Snyder WE (2008) Niche partitioning increases resource exploitation by diverse communities. *Science* 321:1488-1490.
- Fitt GP (1986a) The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia* 69:101-109.
- Fitt GP (1986b) The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae). *Physiol Entomol* 11:133-143.
- Fletcher BS, Prokopy RJ (1991) Host location and oviposition in tephritid fruit flies. In: Bailey WJ, Ridsdill-Smith J (eds) *Reproductive behavior of insects: Individuals and populations*. Chapman & Hall, New York, pp 139-171.
- Fornasiero U, Guiotto A, Caporale G, Baccichetti F, Musajo L (1969) Identificazione della sostanza attrattiva per i maschi della *Ceratitis capitata*, contenuta nell'olio essenziale dei semi di *Angelica archangelica*. *Gazz. Chim. Ital* 99:700-710.
- Fox L, Morrow P (1981) Specialization: Species property or local phenomenon. *Science* 211:887-893.
- Frago E, Dicke M, Godfray HCJ (2012) Insect symbionts as hidden players in insect–plant interactions. *Trends Ecol Evol* 27:705-711.
- Friberg M, Wiklund C (2009) Host plant preference and performance of the sibling species of butterflies *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali*: A test of the trade-off hypothesis for food specialisation. *Oecologia* 159:127-137.
- Funasaki GY, Lai P-Y, Nakahara LM, Beardsley JW, Ota AK (1988) A review of biological control introductions in Hawaii: 1890 to 1985. *Proceedings, Hawaiian Entomological Society* 28:105-160.
- Futuyma D (1999) Potential evolution of host range in herbivorous insects Host specificity of exotic arthropod biological control agents: The biological basis for improvement in safety, *Proceedings of session: X International symposium on biological control of weeds*. Citeseer, pp 42-53.
- Futuyma DJ, Gould F (1979) Associations of plants and insects in deciduous forest. *Ecol Monogr* 49:33-50.

- Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. *Annu Rev Ecol Syst* 19:207-233.
- Gahbiche H (1993) Contribution à l'étude de la bioécologie de la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wiedmann 1829 (Diptera: Tephritidae) dans deux biotopes du nord de la Tunisie. Mémoire de Fin d'Etudes Institut National Agronomique de Tunisie, Tunisie. 82pp.
- Gariglio N, Agusti M (2005) Effect of fruit thinning on the mineral composition of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruit and its connection with purple spot. *Span J Agric Res* 3:439-445.
- Gazit Y, Gavriel S, Akiva R, Timar D (2013) Toxicity of baited spinosad formulations to *Ceratitis capitata*: From the laboratory to the application. *Entomol Exp Appl* 147:120-125.
- Genc H (2014) Adaptation Process of Wild Population of Olive Fruit Fly (*Bactrocera Oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae)) into the Laboratory International Conference on Biological, Civil and Environmental Engineering (BCEE-2014), Dubai (UAE). 186-189.
- Gerson U, Cohen E (1989) Resurgences of spider mites (Acari: Tetranychidae) induced by synthetic pyrethroids. *Exp Appl Acarol* 6:29-46.
- GIF (2015) Agrumes, fruits d'été, statistique, vol. 2014-2015. Groupement interprofessionnel des fruits Tunisie, Tunisie. 2p.
- Gil MI, Tomás-Barberán FA, Hess-Pierce B, Kader AA (2002) Antioxidant capacities, phenolic compounds, carotenoids, and vitamin C contents of nectarine, peach, and plum cultivars from California. *J Agric Food Chem* 50:4976-4982.
- Gilmore J (1989) Sterile insect technique (SIT). In: Robinson A, Hooper G (eds) *Fruit flies; their biology, natural enemies and control*. Elsevier, Amsterdam. University of Amsterdam, Amsterdam, pp 353-363.
- Gopalakrishnan SB, Kalaiarasi T (2014) Comparative phytochemical screening of the fruits of *Cuculis trigonus* Roxb and *Cucumis sativus* Linn. *Int J Pharm Pharm Sci* 3:1455-1468.
- Gorinstein S, Poovarodom S, Leontowicz H, Leontowicz M, Namiesnik J, Vearasilp S, Haruenkit R, Ruamsuke P et al. (2011) Antioxidant properties and bioactive constituents of some rare exotic Thai fruits and comparison with conventional fruits: *In vitro* and *in vivo* studies. *Int Food Res J* 44:2222-2232.
- Goulson D (2003) Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*:1-26.
- Greany P, Styer S, Davis P, Shaw P, Chambers D (1983) Biochemical resistance of citrus to fruit flies. Demonstration and elucidation of resistance to the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa*. *Entomol Exp Appl* 34:40-50.
- Grinnell J (1917) The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34:427-433.
- Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T (2010) A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecol Lett* 13:383-393.
- Guillén L, Aluja M, Equihua M, Sivinski J (2002) Performance of two fruit fly (Diptera: Tephritidae) pupal parasitoids (*Coptera haywardi* [Hymenoptera: Diapriidae] and *Pachycrepoideus vindemiae* [Hymenoptera: Pteromalidae]) under different environmental soil conditions. *Biol Control* 23:219-227.
- Gull J, Sultana B, Anwar F, Naseer R, Ashraf M, Ashrafuzzaman M (2012) Variation in antioxidant attributes at three ripening stages of guava (*Psidium guajava* L.) fruit from different geographical regions of Pakistan. *Mol* 17:3165-3180.

- Hafsi A, Abbes K, Harbi A, Rahmouni R, Chermiti B (2015a) Comparative efficacy of Malathion and spinosad bait sprays against *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera: Tephritidae) in Tunisian citrus orchards. J Entomol Zool Stud 3: 246-249.
- Hafsi A, Harbi A, Rahmouni R, Chermiti B (2015b) Evaluation of the efficiency of mass trapping of *Ceratitis capitata* (Wiedemann)(Diptera: Tephritidae) in tunisian citrus orchards using two types of traps: Ceratrap® and Tripack®. ISHS Acta Hort:1049-1056.
- Hagen KS, Finney GL (1950) A food supplement for effectively increasing the fecundity of certain tephritid species. J Econ Entomol 43:735.
- Haldhar SM, Bhargava R, Choudhary B, Pal G, Kumar S (2013) Allelochemical resistance traits of muskmelon (*Cucumis melo*) against the fruit fly (*Bactrocera cucurbitae*) in a hot arid region of India. Phytoparasitica 41:473-481.
- Haniotakis G, Kozyrakis M, Fitsakis T, Antonidakj A (1991) An effective mass trapping method for the control of *Dacus oleae* (Diptera: Tephritidae). J Econ Entomol 84:564-569.
- Hasegawa PN, Faria AFd, Mercadante AZ, Chagas EA, Pio R, Lajolo FM, Cordenunsi BR, Purgatto E (2010) Chemical composition of five loquat cultivars planted in Brazil. Food Sci Technol (Campinas) 30:552-559.
- Hassell MP, Southwood T (1978) Foraging strategies of insects. Annu Rev Ecol Syst 9:75-98.
- Heath RR, Epsky ND, Guzman A, Dueben BD, Manukian A, Meyer WL (1995) Development of a dry plastic insect trap with food-based synthetic attractant for the Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). J Econ Entomol 88:1307-1315.
- Heath RR, Epsky ND, Midgarden D, Katsoyannos BI (2004) Efficacy of 1, 4-diaminobutane (putrescine) in a food-based synthetic attractant for capture of Mediterranean and Mexican fruit flies (Diptera: Tephritidae). J Econ Entomol 97:1126-1131.
- Heath RR, Lavallee SG, Schnell E, Midgarden DG, Epsky ND (2009) Laboratory and field cage studies on female-targeted attract-and-kill bait stations for *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). Pest Manag Sci 65:672-677.
- Hendrichs J, Robinson A, Cayol J, Enkerlin W (2002) Medfly areawide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: The importance of mating behavior studies. Fla Entomol 85:1-13.
- Howse P, Knapp J (1996) Pheromones of Mediterranean fruit fly: Presumed mode of action and implications for improved trapping techniques. Fruit Fly Pests: A World Assessment of their Biology and Management. St. Lucie Press, Delray Beach, Florida:91-99.
- Hsu JC, Feng HT, Wu WJ (2004) Resistance and synergistic effects of insecticides in *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae) in Taiwan. J Econ Entomol 97:1682-1688.
- Huang CG, Hsu JC, Haymer DS, Lin GC, Wu WJ (2009) Rapid identification of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) by loop-mediated isothermal amplification. J Econ Entomol 102:1239-1246.
- Hurtrel B, Quilici S, Jeuffrault E, Manikom R, Georger S, Gourdon F (2002) Etat de siège contre la mouche de la pêche, *Bactrocera zonata*: bilan des opérations de deux années de lutte menées à la Réunion: A report on a two-year control operation on Reunion island. Phytoma-La Défense des Végétaux 551: 18-21.
- Hutchinson GE (1957) The multivariate niche Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Biology, vol. 22, pp 415-427.

- Israely N, Yuval B, Kitron U, Nestel D (1997) Population fluctuations of adult Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a Mediterranean heterogeneous agricultural region. *Environ Entomol* 26:1263-1269.
- Jacas JA, Karamaouna F, Vercher R, Zappalà L (2010) Citrus pest management in the northern Mediterranean basin (Spain, Italy and Greece). In: Ciancio A, Mukerji KG (eds) Integrated management of arthropod pests and insect borne diseases. Springer, New York, pp 3-27.
- Jacobo-Valenzuela N, de Jesus Zazueta-Morales J, Gallegos-Infante JA, Aguilar-Gutierrez F, Camacho-Hernandez IL, Rocha-Guzman NE, Gonzelez-Laredo RF (2011) Chemical and physicochemical characterization of winter squash (*Cucurbita moschata* D.). *Not Bot Horti Agrobot Cluj Napoca* 39:34-40.
- Jacquard C, Deguine J-P, Delatte H, Payet C, Quilici S (2010) Effects of intraspecific competition on the larval development and pupal weight of Dacini (Diptera: Tephritidae) infesting cucurbits in La Réunion 8th International Symposium on Fruit Flies of Economic Importance (ISFFEI), Valencia, Spain. 2pp.
- Jaenike J (1990) Host specialization in phytophagous insects. *Annu Rev Ecol Syst* 21:243-273.
- Jahan S, Gosh T, Begum M, Saha B (2011) Nutritional profile of some tropical fruits in Bangladesh: Specially anti-oxidant vitamins and minerals. *Bangladesh J Med Sci* 10:95-103.
- Jang EB, McQuate GT, McInnis DO, Harris EJ, Vargas RI, Bautista RC, Mau RF (2008) Targeted trapping, bait-spray, sanitation, sterile-male and parasitoid releases in an areawide integrated melon fly (Diptera: Tephritidae) control program in Hawaii. *American Entomologist* 54:240.
- Janzen DH (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am Nat* 104:501-528.
- Jermey T (1984) Evolution of insect-host plant relationships. *Am Nat* 124:609-630.
- Jerraya A (2003) Principaux nuisibles des plantes cultivées et des denrées stockées en Afrique du nord: Leur biologie, leurs ennemis naturels, leurs dégâts et leur contrôle. Climat pub, Tunisie. 415pp.
- Joern A, Behmer ST (1997) Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia* 112:201-208.
- Joshi A, Thompson JN (1995) Trade-offs and the evolution of host specialization. *Evol Ecol* 9:82-92.
- Kamali S, Karimi J, Hosseini M, Campos-Herrera R, Duncan LW (2013) Biocontrol potential of the entomopathogenic nematodes *Heterorhabditis bacteriophora* and *Steinernema carpocapsae* on cucurbit fly, *Dacus ciliatus* (Diptera: Tephritidae). *Biocontrol Sci Tech* 23:1307-1323.
- Kamilar JM, Cooper N (2013) Phylogenetic signal in primate behaviour, ecology and life history. *Phil Trans R Soc B* 368:1-10.
- Kaplan I, Denno RF (2007) Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: A quantitative assessment of competition theory. *Ecol Lett* 10:977-994.
- Kapoor V, Agarwal M, Cavalloro R (1982) Fruit flies and their increasing host plants in India: Fruit flies of economic importance. Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium. AA Balkema, Athens, Greece, pp 252-257.
- Kapoor VC (1993) Indian fruit flies (Insecta: Diptera: Tephritidae). International Science Publisher, New York. 228pp.

- Karanja J, Mugendi J, Fathiya M, Muchugi A (2014) Comparative study on the nutritional value of the pumpkin *Cucubuita maxima* varieties from defferent regions in Kenya. Scientific Conference Proceedings. 15pp.
- Kaspi R, Mossinson S, Drezner T, Kamensky B, Yuval B (2002) Effects of larval diet on development rates and reproductive maturation of male and female Mediterranean fruit flies. *Physiol Entomol* 27:29-38.
- Katsoyannos BI, Heath RR, Papadopoulos NT, Epsky ND, Hendrichs J (1999) Field evaluation of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) female selective attractants for use in monitoring programs. *J Econ Entomol* 92:583-589.
- Keeler MS, Chew FS (2008) Escaping an evolutionary trap: Preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia* 156:559-568.
- Kenis M, Auger-Rozenberg MA, Roques A, Timms L, Péré C, Cock MJ, Settele J, Augustin S et al. (2008) Ecological effects of invasive alien insects. Ecological impacts of non-native invertebrates and fungi on terrestrial ecosystems. Springer, Netherlands, pp 21-45.
- Khalaf MZ, Alrubeai H, Al-zaidi S (2013) Efficacy of Ceranock attract and kill system as a control method of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* in Apricot Orchards in Central Iraq. *J Agric Sci and Tech* 3:732-736.
- Kim MY, Kim EJ, Kim YN, Choi C, Lee BH (2012) Comparison of the chemical compositions and nutritive values of various pumpkin (Cucurbitaceae) species and parts. *Nutr Res Pract* 6:21-27.
- Kmiecik W, Lisiewska Z (1993) The influence of potassium sorbate addition on the quality of pickled zucchini fruit. *Rocz Panstw Zakl Hig* 45:301-309.
- Knipling E (1955) Possibilities of insect control or eradication through the use of sexually sterile males. *J Econ Entomol* 48:459-462.
- Kolar CS, Lodge DM (2001) Progress in invasion biology: Predicting invaders. *Trends Ecol Evol* 16:199-204.
- Koul O, Dhaliwal G, Cuperus GW (2004) Integrated pest management: potential, constraints and challenges. CABI, London, UK. 343pp.
- Krainacker D, Carey J, Vargas R (1987) Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia* 73:583-590.
- Krainacker D, Carey J, Vargas R (1989) Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two tephritid (Diptera: Tephritidae) species: Implications for mass rearing. *J Econ Entomol* 82:104-108.
- Kroschel J, Zegarra O (2013) Attract-and-kill as a new strategy for the management of the potato tuber moths *Phthorimaea operculella* (Zeller) and *Symmetrischema tangolias* (Gyen) in potato: Evaluation of its efficacy under potato field and storage conditions. *Pest Manag Sci* 69:1205-1215.
- Lanier G (1990) Principles of attraction-annihilation: Mass trapping and other means. Behavior modifying chemicals for insect pest management: Applications of pheromones and other attractants, New York, pp 25-45.
- Lawton J, Hassell M (1981) Asymmetrical competition in insects. *Nature* 289:793 - 795.
- Lee KP, Simpson SJ, Clissold FJ, Brooks R, Ballard JW, Taylor PW, Soran N, Raubenheimer D (2008) Lifespan and reproduction in *Drosophila*: New insights from nutritional geometry. *PNAS* 105:2498-2503.

- Lindegren JE, Vail PV (1986) Susceptibility of Mediterranean fruit fly, melon fly, and oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae) to the entomogenous nematode *Steinernema feltiae* in laboratory tests. *Environ Entomol* 15:465-468.
- Liquido NJ, Cunningham RT, Nakagawa S (1990) Host plants of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) on the Island of Hawaii *J Econ Entomol* 83:1863-1878.
- Liu Y, Heying E, Tanumihardjo SA (2012) History, global distribution, and nutritional importance of citrus fruits. *Comp Rev Food Sci Food Safety* 11:530-545.
- López-Hernández J, Oruña-Concha M, Simal-Lozano J, Vázquez-Blanco M, González-Castro M (1996) Chemical composition of padrón peppers (*Capsicum annuum* L.) grown in Galicia (NW Spain). *Food Chem* 57:557-559.
- Lösel PM, Penners G, Potting RP, Ebbinghaus D, Elbert A, Scherckenbeck J (2000) Laboratory and field experiments towards the development of an attract and kill strategy for the control of the codling moth, *Cydia pomonella*. *Entomol Exp Appl* 95:39-46.
- MacArthur RH (1958) Population ecology of some warblers of northeastern coniferous forests. *Ecology* 39 (4): 599-619.
- MacArthur RH (1972) *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, United kingdom. 275pp.
- Magaña C, Hernández-Crespo P, Ortego F, Castañera P (2007) Resistance to malathion in field populations of *Ceratitis capitata*. *J Econ Entomol* 100:1836-1843.
- Maher A (1957) On the bionomics on *Dacus ciliatus* Loew (Diptera Trypanaeidae). *Bull. Soc. Entomol. Egypt* 41:527-533.
- Mangan RL, Moreno AT (2009) Honey bee foraging preferences, effects of sugars, and fruit fly toxic bait components. *J Econ Entomol* 102:1472-1481.
- Manrakhan A, Kotze C, Daneel JH, Stephen PR, Beck RR (2013) Investigating a replacement for malathion in bait sprays for fruit fly control in South African citrus orchards. *Crop Protection* 43:45-53.
- Mansour M (2010) Attract and kill for codling moth *Cydia pomonella* (Linnaeus) (Lepidoptera: Tortricidae) control in Syria. *J App Entomol* 134:234-242.
- Manzoor M, Anwar F, Mahmood Z, Rashid U, Ashraf M (2012) Variation in minerals, phenolics and antioxidant activity of peel and pulp of different varieties of peach (*Prunus persica* L.) fruit from Pakistan. *Mol* 17:6491-6506.
- Marques MR, Paz DD, Batista LPR, Barbosa CDO, Araújo MAM, Moreira Araújo RSDR (2012) An in vitro analysis of the total phenolic content, antioxidant power, physical, physicochemical, and chemical composition of *Terminalia Catappa* Linn fruits. *Food Sci Technol (Campinas)* 32:209-213.
- Martínez-Ferrer M, Navarro C, Campos J, Marzal C, Fibla J, Bargues L, Garcia-Marí F (2010) Seasonal and annual trends in field populations of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*, in Mediterranean citrus groves: Comparison of two geographic areas in eastern Spain. *Span J Agric Res* 8:757-765.
- Martínez-Ferrer MT, Campos JM, Fibla JM (2006) Population dynamics of *Ceratitis capitata* on citrus in northeast Spain: The influence of adjacent host fruit trees. *IOBC/WPRS Bull* 29:77-84.

- Martinez-Ferrer M, Campos J, Fibla J (2012) Field efficacy of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) mass trapping technique on clementine groves in Spain. J App Entomol 136:181-190.
- Mayhew PJ (1997) Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. Oikos 79:417-428.
- McInnis D, Tam S, Grace C, Miyashita D (1994) Population suppression and sterility rates induced by variable sex ratio, sterile insect releases of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. Ann Entomol Soc Am 87:231-240.
- McPeck MA (1996) Trade-offs, food web structure, and the coexistence of habitat specialists and generalists. Am Nat 148:124-138.
- McPhail M (1939) Protein lures for fruit flies. J. Econ. Entomol 32:758-761.
- McPherson BA, Steck GJ (1996) Fruit fly pests: A world assessment of their biology and management. St Lucie Press, Florida, USA. 587pp.
- Mediouni BJJ, Bachrouch O, Allimi E, Dhoubi M (2010) Field evaluation of Mediterranean fruit fly mass trapping with Tripack® as alternative to malathion bait-spraying in citrus orchards. Span J Agric Res 8:400-408.
- Menezes E, Sivinski J, Holler T, Aluja M, Jeronimo F, Ramirez E (1998) Development of *Coptera haywardi* (Hymenoptera: Diapriidae) in irradiated and unirradiated pupae of the Caribbean fruit fly and the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). Fla Entomol 81:567-570.
- Metcalf RL, Luckmann WH (1994) Introduction to insect pest management, III edn. John Wiley & Sons, New York. 661pp.
- Mezghani KM, Ben Lazahr W, Bouktila D, Ben Slimen H, Makni H, Makni M (2013) A rapid diagnostic technique of *Bactrocera cucurbitae* and *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) for quarantine application. Pest Manag Sci 69:744-746.
- Michaud J (2003) Toxicity of fruit fly baits to beneficial insects in citrus. J Insect Sci 3:1-9.
- Michaud J, Grant A (2003) IPM compatibility of foliar insecticides for citrus: Indices derived from toxicity to beneficial insects from four orders. J Insect Sci 3:1-10.
- Miranda M, Alonso R, Alemany A (2001) Field evaluation of medfly (Dipt., Tephritidae) female attractants in a Mediterranean agrosystem (Balearic Islands, Spain). J App Entomol 125:333-339.
- Moreau J, Benrey B, Thiery D (2006) Assessing larval food quality for phytophagous insects: Are the facts as simple as they appear? Funct Ecol 20:592-600.
- Moreno MA, Zampini IC, Costamagna M, Sayago JE, Ordoñez RM, Isla MI (2014) Phytochemical composition and antioxidant capacity of *Psidium guajava* fresh fruits and flour. Food Nutr Sci 5:725.
- Morse GE, Farrell BD (2005) Ecological and evolutionary diversification of the seed beetle genus *Stator* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). Evolution 59:1315-1333.
- Munro H (1925) Biological notes on South African Trypaneidae (fruit-flies) I. Entomology Memoirs, Department of Agriculture, Union of South Africa 3:39-67.
- Muntean E, Muntean N, Duda MM (2014) *Cucurbita maxima* Duch. as medicinal plant. Hop and Medicinal Plants 21:75-80.



- Murphy SM (2007) The effect of host plant on larval survivorship of the Alaskan swallowtail butterfly (*Papilio machaon alaska*). Entomol Exp Appl 122:109-115.
- Mwatawala M, De Meyer M, Makundi R, Maerere A (2009) Host range and distribution of fruit-infesting pestiferous fruit flies (Diptera, Tephritidae) in selected areas of Central Tanzania. Bull Entomol Res 99:629-641.
- Mwatawala M, Virgilio M, Quilici S, Dominic M, Meyer M (2013) Field evaluation of the relative attractiveness of enriched ginger root oil (EGO) lure and trimedlure for African *Ceratitis* species (Diptera: Tephritidae). J App Entomol 137:392-397.
- Myburgh A (1962) Mating habits of the fruit flies *Ceratitis capitata* (Wied.) and *Pterandrus rosa* (Ksh.). South African Journal of Agricultural Science 5:457-464.
- Nakagawa S, Harris EJ, Keiser I (1981) Performance of capilure® in capturing Mediterranean fruit flies in Steiner plastic or cardboard sticky traps. J Econ Entomol 74:244-245.
- Nakilcioğlu E, Hışıl Y (2013) Research on the phenolic compounds in Sarilop (*Ficus carica* L.) fig variety. GIDA 38:267-274.
- Nallakurumban P, Suja N, Vijayakumar A, Geetha PS, Karpagapandi L (2015) Estimation of phytochemicals and antioxidant property of tamarillo (*Solanum betaceum*) and a value added product tamarillo Sauce. Int J Sci Prog Res 9:61665.
- NAPPO (2012) *Bactrocera cucurbitae* (Melon Fruit Fly) - Establishment of a quarantine area in Kern, California Phytosanitary Alert System. <http://www.pestalert.org/oprDetail.cfm?oprID=453>.
- Narain N, Bora P, Holschuh H, Vasconcelos MDS (2001) Physical and chemical composition of carambola fruit (*Averrhoa carambola* L.) at three stages of maturity. CYTA J Food 3:144-148.
- Nash WJ, Chapman T (2014) Effect of dietary components on larval life history characteristics in the medfly (*Ceratitis capitata*: Diptera, Tephritidae). PloS one 9:1-9.
- Navarro-Llopis V, Alfaro F, Domínguez J, Sanchis J, Primo J (2008) Evaluation of traps and lures for mass trapping of Mediterranean fruit fly in citrus groves. J Econ Entomol 101:126-131.
- Navarro-Llopis V, Primo J, Vacas S (2013) Efficacy of attract-and-kill devices for the control of *Ceratitis capitata*. Pest Manag Sci 69:478-482.
- Navarro-Llopis V, Primo J, Vacas S (2015) Bait station devices can improve mass trapping performance for the control of the Mediterranean fruit fly. Pest Manag Sci 71:923-927.
- Navarro-Llopis V, Sanchis-Cabanes J, Ayala I, Casaña-Giner V, Primo-Yúfera E (2004) Efficacy of lufenuron as chemosterilant against *Ceratitis capitata* in field trials. Pest Manag Sci 60:914-920.
- Navarro-Llopis V, Domínguez-Ruiz J, Zarzo M, Alfaro C, Primo J (2010) Mediterranean fruit fly suppression using chemosterilants for area-wide integrated pest management. Pest Manag Sci 66:511-519.
- Nergiz C, Yildiz H (1997) Research on chemical composition of some varieties of European plums (*Prunus domestica*) adapted to the Aegean district of Turkey. J Agric Food Chem 45:2820-2823.
- Newell IM, Haramoto FH (1968) Biotic factors influencing populations of *Dacus dorsalis* in Hawaii. Proc Hawaii Entomol Soc 20:81-139.
- Niemelä P, Mattson WJ (1996) Invasion of North American forests by European phytophagous insects. BioScience 46:741-753.

- Nishida R, Shelly TE, Whittier TS, Kaneshiro KY (2000)  $\alpha$ -Copaene, a potential rendezvous cue for the Mediterranean fruit fly, *Ceratitidis capitata*? J Chem Ecol 26:87-100.
- Norrbom AL, Carroll LE, Thompson FC, White IM, Freidberg A (1999) Systematic database of names. Fruit Fly Expert Identification System and Systematic Information Database (ed. Thompson FC). Backhuys Publishers, Leiden. 65-251.
- Nosil P (2002) Transition rates between specialization and generalization in phytophagous insects. Evolution 56:1701-1706.
- Novotny V, Basset Y, Miller SE, Weiblen GD, Bremer B, Cizek L, Drozd P (2002) Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. Nature 416:841-844.
- Novotny V, Basset Y (2005) Host specificity of insect herbivores in tropical forests. Proceedings. Biological sciences / The Royal Society 272:1083-1090.
- Nwofia GE, Nwogu NV, Nwofia BK (2012a) Nutritional variation in fruits and seeds of pumpkins (*Cucurbita Spp*) accessions from Nigeria. Pak J Nutr 11:848-858.
- Nwofia GE, Ojmelukwe P, Eji C (2012b) Chemical composition of leaves, fruit pulp and seeds in some *Carica papaya* (L) morphotypes. Int J Med Arom Plants 2:200-206.
- Nwosu F, Dosumu O, Okocha J (2008) The potential of *Terminalia catappa* (Almond) and *Hyphaene thebaica* (Dum palm) fruits as raw materials for livestock feed. Afr J Biotechnol 7:4576-4580.
- Ødegaard F, Diserud OH, Østbye K (2005) The importance of plant relatedness for host utilization among phytophagous insects. Ecol Lett 8:612-617.
- Oduro I, Larbie C, Amoako T, Antwi Boasiako A (2009) Proximate composition and basic phytochemical assessment of two common varieties of *Terminalia catappa* (Indian Almond). J Sci Technol (Ghana) 29:1-6.
- Oehlschlager AC, Chinchilla C, Castillo G, Gonzalez L (2002) Control of red ring disease by mass trapping of *Rhynchophorus palmarum* (Coleoptera: Curculionidae). Fla Entomol 85:507-513.
- Orian A, Moutia L (1960) Fruit flies (Trypetidae) of economic importance in Mauritius. Revue Agricole et Sucrière de l'Ile Maurice 39:142-150.
- Othman O, Mbogo G (2009) Physico-chemical characteristics of storage-ripened mango (*Mangifera indica* L.) fruits varieties of eastern Tanzania. Tanz J Sci 35:57-65.
- Paine RT (1966) Food web complexity and species diversity. Am Nat 100:65-75.
- Panizzi AR, Parra JR (2012) Insect bioecology and nutrition for integrated pest management. CRC press. 704pp.
- Papachristos D, Kimbaris A, Papadopoulos N, Polissiou M (2009) Toxicity of citrus essential oils against *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) larvae. Ann Appl Biol 155:381-389.
- Papachristos DP, Papadopoulos NT, Nanos GD (2008) Survival and development of immature stages of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in citrus fruit. J Econ Entomol 101:866-872.
- Papadopoulos NT, Katsoyannos BI, Kouloussis NA, Hendrichs J, Carey JR, Heath RR (2001) Early detection and population monitoring of *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae) in a mixed-fruit orchard in Northern Greece. J Econ Entomol 94:971-978.
- Patil AG, Patil DA, Phatak AV, Chandra N (2010) Physical and chemical characteristics of carambola (*Averrhoa carambola* L.) fruit at three stages of maturity. Int J Appl Biol Pharm 1:624-629.

- Pianka ER (1973) The structure of lizard communities. *Annu Rev Ecol Syst* 4:53-74.
- Pianka ER (1974) Niche overlap and diffuse competition. *PNAS* 71:2141-2145.
- Pinela J, Barros L, Carvalho AM, Ferreira IC (2012) Nutritional composition and antioxidant activity of four tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) farmer varieties in Northeastern Portugal homegardens. *Food Chem Toxicol* 50:829-834.
- Piñero JC, Mau RF, Vargas RI (2009) Managing oriental fruit fly (Diptera: Tephritidae), with spinosad-based protein bait sprays and sanitation in papaya orchards in Hawaii. *J Econ Entomol* 102:1123-1132.
- Pinto DQ, Cordeiro M, De Andrade S, Ferreira F, Filgueiras DC, Alves R, Kinpara D (2005) Fruits for the future 5: *Annona* species. International Centre for Underutilised Crops., Southampton, UK. 284pp.
- Pointel J (1964) Lutte contre les mouches des fruits. Rapport Annuel. IRAT, La Reunion, France. 24pp.
- Poisot T, Canard E, Mouquet N, Hochberg ME (2012) A comparative study of ecological specialization estimators. *Methods in Ecology and Evolution* 3:537-544.
- Price P (1994) Patterns in the population dynamics of insect herbivores. In: Leather SR, Watt AD, Walters KFA (eds) *Individuals, populations and patterns in ecology*. Intercept, pp 109-117.
- Prokopy RJ, Roitberg BD (1984) Foraging behavior of true fruit flies: Concepts of foraging can be used to determine how tephritids search for food, mates, and egg-laying sites and to help control these pests. *Am Sci* 72:41-49.
- Prokopy RJ, Wright SE, Black JL, Hu XP, McGuire MR (2000) Attracticidal spheres for controlling apple maggot flies: Commercial-orchard trials. *Entomol Exp Appl* 97:293-299.
- Pulliam HR (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecol Lett* 3:349-361.
- Quilici S, Jeuffrault E (2001) Plantes-hôtes des mouches des fruits: Maurice, Réunion, Seychelles. Graphica Saint-André, France. 227pp.
- Quilici S, Ngoc TN, Barnes B (2004) Response of female Medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), to olfactory stimuli from various host plants in a wind tunnel Proceedings of the 6th International Symposium on fruit flies of economic importance, Stellenbosch, South Africa, 6-10 May 2002. Isteg Scientific Publications, pp 105-110.
- Rahman B (2013) Phytochemical investigation of *Citrullus lanatus* (Watermelon) rind, East West University, Dhaka, Bangladesh. 109pp.
- Rahmouni R, Chermiti B (2011) Comparative impact of spinosad and malathion on the evolution of parasitism caused by *Semielacher petiolatus* Girault (Hymenoptera: Eulophidae), specific parasitoid of the citrus leafminer. *IOBC/wprs Bulletin* 62:325-336.
- Rasman S, Alvarez N, Pellissier L (2014) The altitudinal niche-breadth hypothesis in insect plant interactions. *Ann Plant Rev* 47:339-360.
- Raubenheimer D, Simpson S (2003) Nutrient balancing in grasshoppers: Behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *J Exp Biol* 206:1669-1681.
- Ravigné V, Dieckmann U, Olivieri I (2009) Live where you thrive: Joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *Am Nat* 174:141-169.
- Reitz SR, Trumble JT (2002) Competitive displacement among insects and arachnids 1. *Annu Rev Entomol* 47:435-465.

- Remund U, Boller E (1983) Pièges visuels pour la lutte biotechnique et prévision négative de la mouche de la cerise, *Rhagoletis cerasi* L Fruit Flies of Economic Importance, pp 490-494.
- Rendon P, Morales O, Rizzo J (2000) Applications of spinosad fruit fly bait in Guatemala Proceedings of the Fifth Annual Exotic Fruit Fly Symposium, pp 10-12.
- Renwick JAA (2001) Variable diets and changing taste in plant–insect relationships. *J Chem Ecol* 27:1063-1076.
- Revis HC, Miller NW, Vargas RI (2004) Effects of aging and dilution on attraction and toxicity of GF-120 fruit fly bait spray for melon fly control in Hawaii. *J Econ Entomol* 97:1659-1665.
- Rice R, Cunningham R, Leonhardt B (1984) Weathering and efficacy of trimedlure dispensers for attraction of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *J Econ Entomol* 77:750-756.
- Richerson JV, Cameron EA (1974) Differences in pheromone release and sexual behavior between laboratory-reared and wild gypsy moth adults. *Environ Entomol* 3:475-481.
- Roeder KA, Behmer ST, Davidowitz G (2014) Lifetime consequences of food protein-carbohydrate content for an insect herbivore. *Funct Ecol* 28:1135-1143.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L et al. (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic biology* 61:539-542.
- Rubinstein RY, Kroese DP (2011) Simulation and the Monte Carlo method. John Wiley & Sons. 38pp.
- Ruby J, Nathan P, Balasingh J, Kunz T (2000) Chemical composition of fruits and leaves eaten by short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *J Chem Ecol* 26:2825-2841.
- Ruiz L, Flores S, Cancino J, Arredondo J, Valle J, Díaz-Fleischer F, Williams T (2008) Lethal and sublethal effects of spinosad-based GF-120 bait on the tephritid parasitoid *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Biol Control* 44:296-304.
- Ryckewaert P, Deguine JP, Brévault T, Vayssières J-F (2010) Fruit flies (Diptera: Tephritidae) on vegetable crops in Reunion Island (Indian Ocean): State of knowledge, control+ methods and prospects for management. *Fruits* 65:113-130.
- Saade RL (1996) Promoting the conservation and use of under utilized and neglected crops: Chayote *Sechium edule* (Jacq.) Sw. International plant genetic resources institute, Rome, Italy. 58pp.
- Sainju UM, Dris R, Singh B (2003) Mineral nutrition of tomato. *J Food Agric Environ* 1:176-184.
- Salunkhe DK, Kadam S (1998) Handbook of vegetable science and technology: Production, composition, storage, and processing. CRC press, New York, USA. 613pp.
- Scheirs J, De Bruyn L (2002) Integrating optimal foraging and optimal oviposition theory in plant–insect research. *Oikos* 96:187-191.
- Schoener TW (1974a) The compression hypothesis and temporal resource partitioning. *PNAS* 71:4169-4172.
- Schoener TW (1974b) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185:27-39.
- Schoonhoven LM, Jermy T, van Loon JJA (1998) Insect-plant biology: From physiology to evolution. Chapman & Hall, London. 409pp.
- Scriber J, Slansky JF (1981) The nutritional ecology of immature insects. *Annu Rev Entomol* 26:183-211.

- Scriber JM (1973) Latitudinal gradients in larval feeding specialization of the world Papilionidae (Lepidoptera). *Psyche* 80:355-373.
- Scriber JM, Feeny P (1979) Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology* 60:829-850.
- Sharma S, Rao R (2013) Nutritional quality characteristics of pumpkin fruit as revealed by its biochemical analysis. *Int Food Res J* 20:2309-2316.
- Shelly T (2013) Detection of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae): Performance of trimedlure relative to capilure and enriched ginger root oil. *Proc Hawaiian Entomological Society* 45:1–7.
- Shelly T, Epsky N, Jang EB, Reyes-Flores J, Vargas R (2014) Trapping and the detection, control, and regulation of tephritid fruit flies. Springer Netherlands, USA. 638pp.
- Shelly TE, Pahio E (2002) Relative attractiveness of enriched ginger root oil and trimedlure to male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 85:545-551.
- Shoukry A, Hafez M (1979) Studies on the biology of the mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata*. *Entomol Exp Appl* 26(1): 33-39.
- Siderhurst MS, Jang EB (2010) Cucumber volatile blend attractive to female melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett). *J Chem Ecol* 36:699-708.
- Simonovska J, Rafajlovska V, Kavrakovski Z, Srbinoska M (2014) Nutritive and bioactive compounds in hot fruits of *Capsicum annuum* L. from Macedonia. *Maced J Chem Chem En* 33:97-104.
- Smith L, Hayat R, Cristofaro M, Tronci C, Tozlu G, Lecce F (2006) Assessment of risk of attack to safflower by *Ceratapion basicorne* (Coleoptera: Apionidae), a prospective biological control agent of *Centaurea solstitialis* (Asteraceae). *Biol Control* 36:337-344.
- Sookar P, Bhagwant S, Awuor Ouna E (2008) Isolation of entomopathogenic fungi from the soil and their pathogenicity to two fruit fly species (Diptera: Tephritidae). *J App Entomol* 132:778-788.
- Soumya SL, Nair BR (2014) Change in the biochemical profiles of fruits of two species of averroa during development. *Int J Pharm Pharm Sci* 6:572-577.
- Stearns SC (1989) Trade-offs in life-history evolution. *Funct Ecol* 3:259-268.
- Stearns SC (1992) The evolution of life histories. Oxford University Press Oxford, United States. 247pp.
- Steiner LF (1952) Fruit fly control in Hawaii with poison-bait sprays containing protein hydrolysates. *J Econ Entomol* 45:838-843.
- Steiner LF, Lee RKS (1955) Large area tests of a male-annihilation method for oriental fruit fly control. *J Econ Entomol* 48:311–317.
- Steiner L, Rohwer G, Ayers EL, Christenson L (1961) The role of attractants in the recent Mediterranean fruit fly eradication program in Florida. *J Econ Entomol* 54:30-35.
- Steiner LF, Mitchell WC, Harris E, Kozuma TT, Fujimoto MS (1965) Oriental fruit fly eradication by male annihilation. *J Econ Entomol* 58: 961–964.
- Strauss SY, Lau JA, Carroll SP (2006) Evolutionary responses of natives to introduced species: What do introductions tell us about natural communities? *Ecol Lett* 9:357-374.

- Suárez MH, Rodríguez ER, Romero CD (2008) Chemical composition of tomato (*Lycopersicon esculentum*) from Tenerife, the Canary Islands. Food Chem 106:1046-1056.
- Sultana S, Iqbal A, Islam M (2014) Preservation of carrot, green chilli and brinjal by fermentation and pickling. Int Food Res J 21:2405-2412.
- Taher M (1998) *Bactrocera zonata* (Saunders) in Egypt: Disease and pest outbreaks. Arab Near East Plant Protection Newsletter 27:30.
- Tapia DH, Silva AX, Ballesteros GI, Figueroa CC, Niemeyer HM, Ramírez CC (2015) Differences in learning and memory of host plant features between specialist and generalist phytophagous insects. Animal Behaviour 106:1-10.
- Temerak S, Lysandrou M, Moussa A, Chloridis A, Nagy P (2012) control of the Cucurbit fly *Dacus ciliatus* and the Peach fly *Bactrocera zonata* in Egypt. Regional symposium Fruit Flies in the Near East Countries, Hammamet 6-8 novembre 2012 AGENDA.
- Temerak S, Lysandrou M, Moussa A, Chloridis A, Nagy P (2012) Spinosad bait an organic creen bio-insecticide for the control of the Cucurbit fly *Dacus ciliatus* and the Peach fly *Bactrocera zonata* in Egypt. TJPP 92.
- Ter-Braak CJ (1986) Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67:1167-1179.
- Thomas DB, Mangan RL (2005) Nontarget impact of spinosad GF-120 bait sprays for control of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Texas citrus. J Econ Entomol 98:1950-1956.
- Thompson JN (1988) Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. Entomol Exp Appl 47:3-14.
- Thompson JN (1994) The coevolutionary process. University of Chicago Press, Chicago. 383pp.
- Tilman D (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. Ecology 75:2-16.
- Toledo J, Rojas R, Ibarra JE (2006) Efficiency of *Heterorhabditis bacteriophora* (Nematoda: Heterorhabditidae) on *Anastrepha serpentina* (Diptera: Tephritidae) larvae under laboratory conditions. Fla Entomol 89:524-526.
- Torres A (2012) Physical, chemical and bioactive compounds of tree tomato (*Cyphomandra betacea*). Arch Latinoam Nutr 62:381-388.
- Triggs A, Knell RJ (2012) Interactions between environmental variables determine immunity in the Indian meal moth *Plodia interpunctella*. J Anim Ecol 81:386-394.
- Troetschler RG (1983) Effects on nontarget arthropods of malathion bait sprays used in California to eradicate the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann)(Diptera: Tephritidae). Environ Entomol 12:1816-1822.
- Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T (2004) Host plant specialization governed by facultative symbiont. Science 303:1989-1989.
- Ubwa ST, Ishu MO, Offem JO, Tyohemba RL, Igbum GO (2014) Proximate composition and some physical attributes of three mango (*Mangifera indica* L.) fruit varieties. Int J Agro Agric Res 4:21-29.
- Udotong JI, Bassey MI (2015) Evaluation of the chemical composition, nutritive value and antinutrients of *Terminalia catappa* L. Fruit (Tropical Almond). Int J En Tech Res 3:2454-4698.

- Urbaneja A, Chueca P, Montón H, Pascual-Ruiz S, Dembilio O, Vanaclocha P, Abad-Moyano R, Pina T et al. (2009) Chemical alternatives to malathion for controlling *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), and their side effects on natural enemies in Spanish citrus orchards. *J Econ Entomol* 102:144-151.
- USDA (2015) United States Department of Agriculture Agricultural Research Service: National Nutrient Database for Standard Reference. <https://ndb.nal.usda.gov/ndb/search/list>.
- Vaníčková L, do Nascimento RR, Hoskovec M, Ježková Z, Břizová R, Tomčala A, Kalinová B (2012) Are the wild and laboratory insect populations different in semiochemical emission? The case of the medfly sex pheromone. *J Agric Food Chem* 60:7168-7176.
- Vargas RI, Carey JR (1989) Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am* 82:55-59.
- Vargas RI, Stark JD, Nishida T (1990) Population dynamics, habitat preference, and seasonal distribution patterns of oriental fruit fly and melon fly (Diptera: Tephritidae) in an agricultural area. *Environ Entomol* 19:1820-1828.
- Vargas RI, Miller NW, Prokopy RJ (2002) Attraction and feeding responses of Mediterranean fruit fly and a natural enemy to protein baits laced with two novel toxins, phloxine B and spinosad. *Entomol Exp Appl* 102:273-282.
- Vargas RI, Miller NW, Stark JD (2003) Field trials of spinosad as a replacement for naled, DDVP, and malathion in methyl eugenol and cue-Lure bucket traps to attract and kill male Oriental fruit flies and melon flies (Diptera: Tephritidae) in Hawaii. *J Econ Entomol* 96:1780-1785.
- Vargas RI, Piñero JC, Leblanc L (2015) An overview of pest species of *Bactrocera* fruit flies (Diptera: Tephritidae) and the integration of biopesticides with other biological approaches for their management with a Focus on the Pacific region. *Insects* 6(2): 297-318.
- Vayssières JF (1999) Les relations insectes-plantes chez les Dacini (Diptera: Tephritidae) ravageurs des Cucurbitaceae à La Réunion. Thèse, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, France. 250pp.
- Vayssières JF, Delvare G, Maldès JM, Aberlenc HP (2001) Inventaire préliminaire des arthropodes ravageurs et auxiliaires des cultures maraîchères sur l'Ile de la Réunion. *Int J Trop Insect Sci* 21:1-22.
- Vayssières JF, Rey JY, Traoré L (2007) Distribution and host plants of *Bactrocera cucurbitae* in West and Central Africa. *Fruits* 62:391-396.
- Vayssières JF, Carel Y, Coubes M, Duyck PF (2008) Development of immature stages and comparative demography of two cucurbit-attacking fruit flies in Reunion Island: *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* (Diptera Tephritidae). *Environ Entomol* 37:307-314.
- Vayssières JF, Korie S, Ayegnon D (2009) Correlation of fruit fly (Diptera Tephritidae) infestation of major mango cultivars in Borgou (Benin) with abiotic and biotic factors and assessment of damage. *Crop protection* 28:477-488.
- Vazquez D (2006) Exploring the relationship between niche breadth and invasion success. In: Marc WC, Sean MM, Tadashi F (eds) *Conceptual ecology and invasion biology: Reciprocal approaches to nature*, pp 307-322.
- Vela JC, Marchart SS, Lucas IG, Martínez RB (2002) A correlation study of loquat (*Eriobotrya japonica* cv. Algerie) fruit quality parameters: Flesh firmness and purple spotting. First International Symposium on Loquat, Valencia, Spain, pp 187-190.

- Virgilio M, Delatte H, Quilici S, Backeljau T, Meyer M (2013) Cryptic diversity and gene flow among three African agricultural pests: *Ceratitis rosa*, *Ceratitis fasciventris* and *Ceratitis anonae* (Diptera, Tephritidae). *Mol Ecol* 22:2526-2539.
- Virgilio M, Jordaens K, Verwimp C, White IM, De Meyer M (2015) Higher phylogeny of frugivorous flies (Diptera, Tephritidae, Dacini): Localised partition conflicts and a novel generic classification. *Mol Phylogenet Evol* 85:171-179.
- Wang F, Chen Y-H, Zhang Y-J, Deng G-F, Zou Z-F, Li A-N, Xu D-P, Li H-B (2014) Chemical components and bioactivities of *Psidium guajava*. *Int J Food Nutr Saf* 5:98-114.
- Wasserman SS, Futuyma DJ (1981) Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae). *Evolution* 35:605-617.
- Watson M, Withers T, Hill R (2009) Two-phase open-field test to confirm host range of a biocontrol agent *Cleopus japonicus*. *N Z Plant Prot* 62:184-190.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:475-505.
- Weiblen GD, Webb CO, Novotny V, Basset Y, Miller SE (2006) Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology* 87:S62-S75.
- West-Eberhard MJ (1989) Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 20:249-278.
- Wharton R (1989) Biological control of fruit-infesting Tephritidae. *Fruit Flies Econ. Importance* 87:323-332.
- Wharton TN, Kriticos DJ (2004) The fundamental and realized niche of the Monterey Pine aphid, *Essigella californica* (Essig)(Hemiptera: Aphididae): Implications for managing softwood plantations in Australia. *Divers Distrib* 10:253-262.
- White IM, Elson-Harris MM (1992) Fruit flies of economic significance: Their identification and bionomics. CAB International, Wallingford. 601pp.
- White IM, Meyer Md, Stonehouse J, Price N, Seewooruthun I (2000) A review of native and introduced fruit flies (Diptera, Tephritidae) in the Indian Ocean islands of Mauritius, Réunion, Rodrigues and Seychelles Proceedings of the Indian Ocean Commission, Regional Fruit Fly Symposium, Flic en Flac, Mauritius, 5th-9th June, 2000. Indian Ocean Commission, pp 15-21.
- Whittaker RH, Feeny PP (1971) Allelochemicals: Chemical interactions between species. *Science* 171:757-770.
- Wiklund C (1973) Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Entomol Exp Appl* 16:232-242.
- Wiklund C (1975) The evolutionary relationship between adult oviposition preferences and larval host plant range in *Papilio machaon* L. *Oecologia* 18:185-197.
- Williams T, Valle J, Viñuela E (2003) Is the naturally derived insecticide Spinosad® compatible with insect natural enemies? *Biocontrol Sci Tech* 13:459-475.
- Winemiller KO, Pianka ER (1990) Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol Monogr* 60:27-55.
- Wong TT, Ramadan MM, Herr JC, McInnis DO (1992) Suppression of a Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) population with concurrent parasitoid and sterile fly releases in Kula, Maui, Hawaii. *J Econ Entomol* 85:1671-1681.



- Xu HX, Chen JW (2011) Commercial quality, major bioactive compound content and antioxidant capacity of 12 cultivars of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruits. *J Sci Food Agric* 91:1057-1063.
- Yana A, Stancic J (1967) Essais de lutte chimique contre *Ceratitis capitata* Wied. en Tunisie et perspectives d'avenir. Unpublished report. 24pp.
- Yang Y, Zhang Y, Wang M, Li Ss, Ma Xy, Xu Zh (2015) Bioefficacy of entomopathogenic *Aspergillus strains* against the melon fly, *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae). *Appl Entomol Zool* 50:443-449.
- Yogiraj V, Goyal PK, Chauhan CS, Goyal A, Vyas B (2014) *Carica papaya* Linn: An overview. *Int J Herb Med* 2:001-008.
- Yokoyama VY (2014) Olive fruit fly adult response to attract-and-kill bait stations in greenhouse cages with weathered bait spray and a commercial table olive orchard. *J Asia Pacific Entomol* 17:717-721.
- Zera AJ, Harshman LG (2001) The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu Rev Ecol Syst* 32:95-126.
- Zhu H, Zou X, Wang D, Wan S, Wang L, Guo J (2015) Responses of community-level plant-insect interactions to climate warming in a meadow steppe. *Scientific reports* 5:1-11.
- Zinsou C, Sobesky O, Clairon M, Constant C (1983) Composition minérale et glucidique du fruit de christophine ou chayote, *Sechium edule* Sw., au cours du grossissement du fruit. *Agronomie* 3:529-536.
- Zoran IS, Nikolaos K, Ljubomir Š (2014) Tomato fruit quality from organic and conventional production:. In: Pilipavicius V (ed) Organic agriculture towards sustainability. Tech Europe, Rijeka, Croatia, pp 147-169.
- Zucoloto F (1991) Effects of flavour and nutritional value on diet selection by *Ceratitis capitata* larvae (Diptera, Tephritidae). *J Insect Physiol* 37:21-25.
- Zwolfer H, Cavalloro R (1983) Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids Fruit flies of economic importance. Proceedings of the CEC/IOBC International Symposium, Athens, Greece, 16-19 November 1982. AA Balkema, pp 16-30.

# **Annexes**

## **Annexe 1 :**

**Hafsi A**, Abbes K, Harbi A, Rahmouni R, Chermiti B (2015) Comparative efficacy of Malathion and spinosad bait sprays against *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera: Tephritidae) in Tunisian citrus orchards. J Entomol Zool Stud 3: 246-249.

Cet article correspond à la partie 2, chapitre 2 du manuscrit.



E-ISSN: 2320-7078

P-ISSN: 2349-6800

JEZS 2015; 3(6): 246-249

© 2015 JEZS

Received: 23-09-2015

Accepted: 26-10-2015

**Abir Hafsi**

a) High Agronomic Institute of Chott-Mariem, University of Sousse, 4042 Chott-Mariem, Sousse, Tunisia.

b) CIRAD, UMR 53 Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical, Cirad/Université de La Réunion, 7, chemin de l'IRAT, 97410 St-Pierre, La Réunion, France

**Khaled Abbas**

High Agronomic Institute of Chott-Mariem, University of Sousse, 4042 Chott-Mariem, Sousse, Tunisia.

**Ahlem Harbi**

a) High Agronomic Institute of Chott-Mariem, University of Sousse, 4042 Chott-Mariem, Sousse, Tunisia.

b) Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA), Centro de Protección Vegetal y Biotecnología, Unidad Asociada de Entomología UJI-IVIA. Moncada, Spain.

**Ridha Rahmouni**

a) High Agronomic Institute of Chott-Mariem, University of Sousse, 4042 Chott-Mariem, Sousse, Tunisia.

b) Centre Technique Des Agrumes Rte De Béni Khaled, Km 6, Zaouiet Jédidi, Tunisie

**Brahim Chermiti**

High Agronomic Institute of Chott-Mariem, University of Sousse, 4042 Chott-Mariem, Sousse, Tunisia.

**Correspondence****Brahim Chermiti**

Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, laboratoire d'Entomologie et de Lutte Biologique, Université de Sousse, 4042, Sousse, Tunisie

## Comparative efficacy of Malathion and spinosad bait sprays against *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera: Tephritidae) in Tunisian citrus orchards

**Abir Hafsi, Khaled Abbas, Ahlem Harbi, Ridha Rahmouni, Brahim Chermiti**

### Abstract

Malathion is the key insecticide used in the control of the Mediterranean fruit fly (medfly), *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) in Tunisia. Resistance to this organophosphate insecticide has been reported in various insect species. The use of Malathion will slowly phase out and replaced by more environment friendly insecticides such as spinosad. In this study, we evaluated spinosad as a replacement of Malathion in bait spray to control *C. capitata* in Tunisian citrus orchards. The assessment was based on weekly monitoring of *C. capitata* males catches in traps baited with trimedlure and the estimate of fruit damage on the Maltaise variety. Our results showed that the population level was significantly lower in spinosad than in Malathion bait sprays with 1.6 and 15.30 fly/trap/day respectively. The effectiveness of spinosad treatment was confirmed by significantly low rates of fruit damage not exceeding 9.75 %.

**Keywords:** Citrus, Mediterranean fruit fly, Malathion, Spinosad, bait spray

### Introduction

In Tunisia, citrus fruits are an important and valuable export commodity. Citrus culture is particularly important in the region of Cap Bon in North-eastern Tunisia. It is the main production area with about 15300 ha of citrus orchards [1]. Tunisian citrus sector is restrained by several problems. Among these, the Mediterranean fruit fly (medfly) *Ceratitis capitata* Wiedemann is the most economically important insect pest among Tephritidae fruit flies which are well known for having economical importance since they affect a wide range of cultivated fruits [2]. In Tunisia, the economic damage caused by the medfly is estimated to be about 6.16 million USD [3]. Actually, the control of this pest remains problematic considering the severity of the caused damage.

In the last decades, many control techniques have been developed and implemented to manage the medfly including male annihilation, sterile male and chemical control with insecticide-baited protein hydrolysate. In Tunisia, most of the currently applied control schemes are mainly based on frequent applications of organophosphate based insecticides, especially Malathion mixed with protein-based baits (Lysatex) [4]. Malathion aerial sprays are very common. They are exclusively carried out by the Tunisian Ministry of Agriculture mainly during the period from September to November with an average of 3 sprays. Besides, many additional ground-malathion treatments can be performed by the farmers [5]. Resistance to Malathion has been reported in many insects' pests, including some dipteran pests [6] and *C. capitata* populations in Spain [7]. These insecticides have been found to have negative impacts on beneficial insects [8, 9] and can result in secondary outbreaks of other pests [10]. The use of malathion will slowly phase out and replaced by more environment friendly insecticides such as Spinosad which may reduce insecticide residues in citrus fruit [11]. This insecticide has a better environmental profile and is less toxic to natural enemies compared to malathion [12, 13, 14] and showed a good control of different Tephritid pests worldwide [15, 16].

The aim of this study is to evaluate spinosad as a replacement for Malathion in bait spray to control *C. capitata* with regard to two parameters: monitoring of *C. capitata* populations and evaluation of fruit damage in Tunisian citrus orchards.

### Materials and methods

#### Field sites

The study was conducted in citrus orchards planted with Maltaise variety from October to December 2011 in three orchards located in the Cap Bon region, Tunisia in order to assess

spinosad as a replacement of malathion in bait spray to control *C. capitata*. The first orchard received three aerial applications with Malathion bait sprays, the second received three aerial applications using Malathion bait sprays and one ground

application using spinosad bait spray and the third orchard received only two ground applications with spinosad bait spray. The record of different treatments applications is shown in Table 1.

**Table 1.** Records of application of ground and aerial treatments in different orchards

Orchards	Treatment	Active Ingredient (AI)	Ground/ Aerial application	Application number	Date of application
[3A*+0T**]	Malathion	Malathion	Aerial	3	03/09/2011
					13/10/2011
					14/11/2011
[0A+2T]	Spintor	Spinosad	Ground	1	16/10/2011
	Spintor	Spinosad	Ground	1	15/11/2011
[3A+1T]	Malathion	Malathion	Aerial	3	03/09/2011
					13/10/2011
					14/11/2011
	Spintor	Spinosad	Ground	1	10/09/2011

### Population monitoring

In each orchard, five traps type Procida baited with cotton wicks soaked in trimedlure mixed with insecticide (dichlorodiphenyl phosphate (DDVP)) were hung in the south-eastern sides of 5 randomly selected trees at approximately 1.5 m above ground level. These traps were used to monitor the abundance of *C. capitata* male population in each orchard. Traps were checked weekly and the average number of captured males per trap per day was calculated and then used as a parameter reflecting the population density. Lures were renewed every four weeks.

### Fruit damage assessment

In each of the three orchards, 10 trees were randomly selected and marked. From each one, 20 fruits from each side (East, West, North and South) were chosen. The number of oviposition punctures per marked fruit was counted weekly. For each tree, the rate of fruit damage was calculated as the number of fruit with at least one oviposition puncture over the total number of marked fruits.

### Statistical analysis

For each orchard, the numbers of *C. capitata* males caught in traps were analyzed using a GLM (Generalized Linear Model) with Poisson error (Log link) as a function of treatment, date and interaction between these two factors. We then compared the curves of males' abundance during the experiment for the treatments by calculating area under disease progress curve (AUDPC) values, which were then analyzed using analysis of variance (ANOVA).

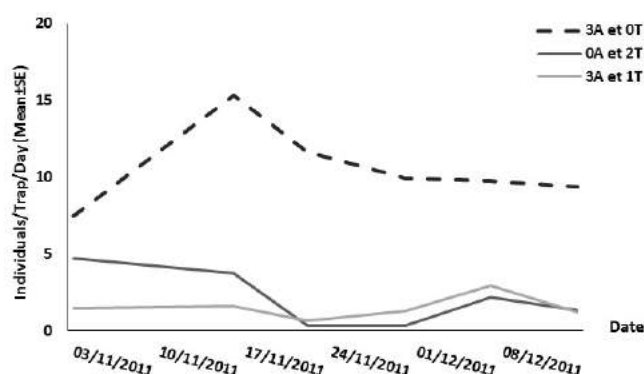
Rates of fruit damages were analysed using a GLM with binomial error (logit link) as a function of treatment, date and interaction between these two factors.

## Results

### Monitoring of *C. capitata* populations

Statistical analyses showed significant differences between *C. capitata* males abundance curves among the treatments ( $F_{2, 12}=105.86$ ,  $P<0.001$ ). *C. capitata* males abundance was affected by treatment ( $\text{Dev}_{2, 87}=3818.9$ ,  $P<0.001$ ), date ( $\text{Dev}_{5, 84}=325.8$ ,  $P<0.001$ ). No significant effect of interaction between treatments and date ( $\text{Dev}_{10, 84}=83.0$ ,  $P=0.077$ ) was observed. *C. capitata* male populations were significantly higher in orchards treated with three malathion aerial sprays than in orchards which received three aerial sprays with malathion and one ground application with spinosad and orchards which received only two ground treatments with spinosad. In orchards which received three Malathion aerial sprays, a maximum of 15.30 fly/trap/day was recorded in 16 November 2011 (Figure 1). While in orchards treated with

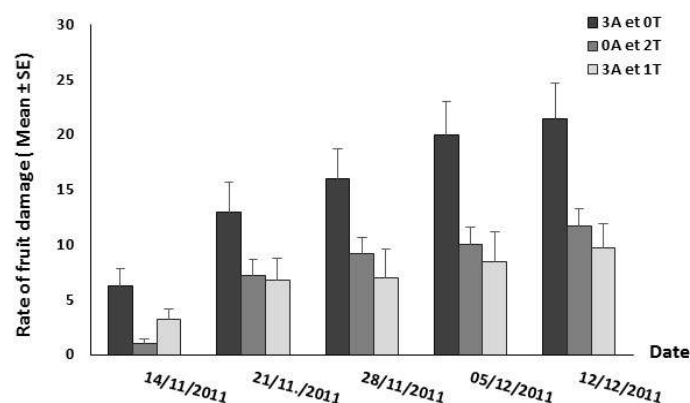
three aerial sprays with Malathion and one ground application with spinosad and those which received only two ground treatments with spinosad, captures were 4 and 9 times lower with 3.70 and 1.6 fly/trap/day respectively.



**Fig 1:** Weekly abundance of *C. capitata* males in Procida traps in the experimental citrus orchards (A: Aerial spray and T: terrestrial spray).

### Fruit damage assessment

The rate of fruit damage was affected by treatment ( $\text{Dev}_{2, 297}=70.93$ ,  $P<0.001$ ) and date ( $\text{Dev}_{5, 296}=71.40$ ,  $P<0.001$ ). Significant effect of interaction between treatment and date ( $\text{Dev}_{10, 294}=1.66$ ,  $P=0.43$ ) was observed. Three weeks before harvest, the rate of damaged fruits increased as the fruit ripened and fruit damage in orchards with three malathion aerial sprays was significantly higher than in orchards which received three aerial sprays with malathion and one ground application with spinosad and orchards which received only two ground treatments using spinosad insecticides with 21.5, 11.75 and 9.75 % respectively (Figure 2).



**Fig 2:** Accumulated percentage of soft oranges in the experimental *Citrus* orchards (A: Aerial spray and T: terrestrial spray).

## Discussion

The results of our study showed that *C. capitata* populations were lower in orchards which received three aerial sprays with malathion and one ground application with spinosad and orchards which received only two ground treatments with spinosad than orchards treated with three malathion aerial sprays. Two ground applications of spinosad mixed with protein baits decreased significantly the population of *C. capitata* in citrus orchards and reduced two times the rate of fruit damage compared to orchards with 3 aerial applications of malathion bait spray or 3 aerial applications of malathion bait spray and one spinosad ground application.

The aerial application of Malathion bait spray can decrease the population of *C. capitata* but it remains above 10 individual/trap/day. In the orchard which received three aerial Malathion bait sprays and one ground spinosad bait spray, the population of *C. capitata* was lower than in that treated with three aerial Malathion bait sprays and one ground spinosad bait spray. The application of ground spinosad bait spray in 10 September 2011 suppressed the first populations of *C. capitata* emerged in citrus orchards which resulted in lower populations of the pest later in the season.

The lowest density of *C. capitata* population was recorded in orchards treated with two spinosad bait sprays demonstrates the efficacy of spinosad against *C. capitata* [11]. Laboratory essays, showed the efficacy of spinosad compared to Malathion in achieving a higher and faster mortality of *C. capitata* females. Spinosad baits spray were tested in the field in Hawaii and Florida and showed a good control of Tephritidae comparable to standard Malathion bait sprays [15, 17].

We showed that spinosad bait spray reduce twice the rate of fruit damage in Tunisian citrus orchards compared to aerial spray using Malathion. This has also been observed in other studies showing spinosad bait spray being more effective than Malathion bait spray against *C. capitata* [18], *Bactrocera dorsalis*, and *B. cucurbitae* [19].

Spinosad was found to be the most promising alternative insecticide to Malathion for use in combination with protein hydrolysate to control *C. capitata* and *C. Rosa* [20]. In addition, spinosad could be used because of its relatively positive ecological profile [21]. No detectable residues of spinosad were found on fruit [1] and low toxicity of spinosad to honey bees and several natural enemies was observed [22, 23, 24].

Our study reports that spinosad is a good alternative to Malathion in bait spray. In order to maximize the efficacy of spinosad bait spray in the control of *C. capitata* in citrus fields, alternation of host plants such as figs and prickly pears should be well managed [25] and sanitation measures in the orchards should be implemented [26].

## References

1. GIF. Groupement Interprofessionnel des Fruits, Tunisie. Rapport d'activité, 2014, <http://www.gifruit.nat.tn/>
2. Jerraya A. Principaux nuisibles des plantes cultivées des denrées stockées en Afrique du nord, leurs biologies, leurs ennemis naturels, leurs dégâts et leurs contrôles. Edition Climat Pub, 2003.
3. Driouchi A. Evaluation économique des pertes causées par la mouche méditerranéenne des fruits: Cas de l'économie agricole Tunisienne Rapport de mission d'un expert consultant AIEA/FAO. Division de l'assistance technique et de la coopération, Tunisia, 1990.
4. Mediouni-Ben Jemâa J, Bachrouch O, Allimi E, Dhoubi M. Field evaluation of Mediterranean fruit fly mass trapping with Tripack® as alternative to malathion bait-spraying in citrus orchards. Spanish Journal of Agricultural Research. 2010; 8:400-408.
5. Boulahia-Kheder S, Loussaïef F, Ben Hmidène A, Trabelsi I, Jrad F, Akkari *et al.* Evaluation of Two IPM Programs Based on Mass-Trapping against the Mediterranean Fruit Fly *Ceratitis capitata* on Citrus Orchards. Tunisian Journal of Plant Protection. 2012; 7:55-68.
6. Hsu JC, Feng HT. Susceptibility of melon fly (*Bactrocera cucurbitae*) and oriental fruit fly (*B. dorsalis*) to insecticides in Taiwan. Plant Protection Bulletin 2002; 44:303-315.
7. Magaña C, Hernández-Crespo P, Ortego F, Castañera P. Resistance to malathion in field populations of *Ceratitis capitata*. Journal of Economic Entomology. 100, 1836-1843.
8. Michaud JP, Toxicity of fruit fly baits to beneficial insects in citrus. Journal of Insect Science. 2003 2007; 3:1-9.
9. Michaud JP, Grant AK. IPM-compatibility of foliar insecticides for citrus: indices derived from toxicity to beneficial insects from four orders. Journal of Insect Science. 2003; 3:18.
10. Gerson U, Cohen E. Resurgences of spider mites (Acari: Tetranychidae) induced by synthetic pyrethroids. Experimental and Applied Acarology 1989; 6:29-46.
11. Chueca P, Montón H, Ripollés JL, Castañera P, Moltó E, Urbaneja A. Spinosad bait treatments as alternative to malathion to control the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in the Mediterranean Basin. Journal of Pesticide Science. 2007; 4:407-411.
12. Urbaneja A, Dembilio O, Tortosa D, Viñuela E, Castañera P. Efectos secundarios de tratamientos cebados para el control de *Ceratitis capitata*, sobre fauna útil. Phytoma España 2004; 160:28-40.
13. Williams T, Valle J, Viñuela E. Is the naturally-derived insecticide Spinosad compatible with insect natural enemies? Biocontrol Science & Technology 2003; 13:459-475.
14. Sparks TC, Crouse GD, Durst G. Natural products as insecticides: the biology, biochemistry and quantitative structure-activity relationships of spinosyns and spinosoids. Pest Management Science 2001; 57:896-905.
15. Burns R, Harris D, Moreno D, Eger J. Efficacy of spinosad bait sprays to control Mediterranean and Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial citrus in Florida. Florida Entomologist 2001; 84:672-678.
16. Prokopy RJ, Miller NW, Piñero JC, Barry JD, Tran LC. Effectiveness of GF-120 fruit fly bait spray applied to border area plants for control of melon flies (Diptera: Tephritidae). Journal of Economic Entomology. 2003; 96:1485-1493.
17. Peck SL, McQuate GT. Field tests of environmentally friendly Malathion replacements to suppress wild Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) populations. Journal of Economic Entomology. 2000; 93:280-289.
18. Braham M, Pasqualini E, Neira N. Efficacy of kaolin, spinosad and Malathion against *Ceratitis capitata* in Citrus orchards. Bulletin of Insectology 2007; 60:39-47.
19. Vargas RI, Miller NW, Prokopy RJ. Attraction and feeding responses of Mediterranean fruit fly and a natural enemy to protein baits with two novel toxins, phloxine B and spinosad. Entomologia Experimentalis et Applicata 2003; 102:273-282.

20. Manrakhan A, Kotze C, Daneel JH, Stephen PR, Beck RR. Investigating a replacement for Malathion in bait sprays for fruit fly control in South African citrus orchards. *Crop Protection* 2013; 43:45-53.
21. Thomas DB, Mangan RL. Non-target impact of spinosad GF-120 bait-sprays for control of the Mexican fruit fly (Diptera: Tephritidae) in Texas citrus. *Journal of Economic Entomology*. 2005; 98:1950-1956.
22. Stark JD, Vargas RI, Miller N. Toxicity of Spinosad in Protein Bait to Three Economically Important Tephritid Fruit Fly Species (Diptera: Tephritidae) and Their Parasitoids (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Economic Entomology*. 2004; 97:911-915.
23. Urbaneja A, Chueca P, Montón H, Pascual-Ruiz S, Dembilio O. Chemical alternatives to malathion for controlling *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), and their side effects on natural enemies in Spanish citrus orchards. *Journal of Economic Entomology*. 2009; 102:144-151.
24. Vargas RI, Peck SL, McQuate GT, Jackson CG, Stark JD. Potential for area-wide integrated management of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) with a braconid parasitoid and a novel bait spray. *Journal of Economic Entomology* 2001; 94:817-825.
25. Alemany A, Miranda MA, Alonso R, Martin Escorza C. Efectividad del trapeo masivo de hembras de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) a base de atrayentes alimentarios. Efecto-borde y papel de los frutales abandonados como potenciadores de la plaga. *Boletín de sanidad vegetal* 2004; 30:255-264.
26. Gazit Y, Gavriel S, Akiva R, Timar D. Toxicity of baited spinosad formulations to *Ceratitis capitata*: From the laboratory to the application. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 2013; 147:120-125.

## **Annexe 2 :**

**Hafsi A.** Abbes K., Harbi A., Duyck P.F., Chermiti B. (2015) Attract-and-kill systems efficiency against *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) and effects on non-target insects in peach orchards. J App Entomol. 140 (1-2), 28-36.

Cet article correspond à la partie 2, chapitre 3 du manuscrit.



## ORIGINAL CONTRIBUTION

**Attract-and-kill systems efficiency against *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) and effects on non-target insects in peach orchards**A. Hafsi<sup>1,2</sup>, K. Abbes<sup>1</sup>, A. Harbi<sup>1,3</sup>, P.-F. Duyck<sup>2</sup> & B. Chermiti<sup>1</sup><sup>1</sup> Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, Laboratoire d'Entomologie et de Lutte Biologique, Université de Sousse, Sousse, Tunisie<sup>2</sup> CIRAD, UMR PVBMT, CIRAD/Université de La Réunion, Pôle de Protection des Plantes, Saint-Pierre, La Réunion, France<sup>3</sup> Instituto Valenciano de Investigaciones Agrarias (IVIA), Centro de Protección Vegetal y Biotecnología, Unidad Asociada de Entomología UJI-IVIA, Moncada, Spain**Keywords**

AAL&amp;K, Ceranock, conventional approach, IPM, medfly

**Correspondence**

Brahim Chermiti (corresponding author), Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, Laboratoire d'Entomologie et de Lutte Biologique, Université de Sousse, 4042 Sousse, Tunisie. E-mail: chermiti54@yahoo.fr

Received: April 7, 2015; accepted: July 13, 2015.

doi: 10.1111/jen.12259

**Abstract**

For control of the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae), the attract-and-kill or attracticide technique is an alternative to the spraying of traditional organophosphate pesticides. In this study, the effectiveness of Ceranock and AAL&K attract-and-kill bait stations was assessed for control of *C. capitata* in Tunisian peach (*Prunus persica*) orchards. Our results showed that, in orchards with early-ripening varieties, the numbers of *C. capitata* males and fruit damage were significantly lower in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional organophosphate and pyrethroid insecticides. In addition, the abundances of non-target insects in the Chrysopidae, Coccinellidae and Miridae were significantly greater in plots treated with the bait stations than in plots treated with the conventional pesticides; that is, the use of attract-and-kill bait stations had fewer negative effects than the application of conventional pesticides on the biological diversity in Tunisian peach orchards. Overall, the results indicate that Ceranock and AAL&K attract-and-kill bait stations are useful alternatives for the control of *C. capitata* in Tunisian peach orchards planted with early-ripening varieties.

**Introduction**

The Mediterranean fruit fly or medfly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae), is a highly polyphagous and multivoltine pest worldwide (Liquido et al. 1990). In Tunisia, *C. capitata* is one of the most economically important pests of citrus, peach, fig and apricot; the direct damage to fruits caused by *C. capitata* results in yield losses equivalent to 4.5 million U.S.\$ (Driouchi 1990). Control of *C. capitata* has mainly relied on the application of organophosphate insecticides and especially malathion mixed with protein baits (Boulahia-Kheder et al. 2012). There are several problems with the use of these insecticides. For example, resistance to malathion was found in *C. capitata* populations in Spain (Magana et al. 2007).

Also, malathion-based insecticides have negative effects on non-target insects (Michaud 2003; Michaud and Grant 2003) and can result in secondary outbreaks of other pests (Gerson and Cohen 1989). Moreover, the use of insecticides against *C. capitata* does not always prevent fruit damage. Alternatives to these organophosphate insecticides are clearly needed.

As an alternative to these insecticides, the attract-and-kill technique of mass trapping is used in many countries including Spain and Greece (Navarro-Llopis et al. 2008). Although mass trapping reduced *C. capitata* adult numbers and fruit damage in Tunisian orchards (Hafsi et al. 2015), the high costs of traps and attractants are considered limiting factors (Navarro-Llopis et al. 2013).

Other forms of attract-and-kill techniques need to be tested for the control of *C. capitata*, and one such technique is referred to as the bait station system. Bait station systems differ from mass trapping systems in that bait stations do not retain target insects in traps (El-Sayed et al. 2009; Navarro-Llopis et al. 2014). Various bait station systems have been developed and appear to be less expensive than current mass trapping systems (Navarro-Llopis et al. 2013) and effective at reducing fruit loss by maintaining adult *C. capitata* numbers under the economic threshold. Several studies proved the efficiency of this technique under low and high pest densities against pests in the Lepidoptera (Mansour 2009; Kroschel and Zegarra 2013) and Tephritidae (Martinez-Ferrer et al. 2010). Control with bait stations relies on a comprehensive understanding of the orientation behaviour and movement of adult flies with respect to oviposition and food resources (Miranda et al. 2001) and also relies on an understanding of insecticide efficacy (Manrakhan et al. 2013). The current study evaluates the use of two commercial bait station systems: the Ceranock and the AAL&K bait stations. Although the Ceranock attract-and-kill bait station system has been found to control *C. capitata* in Tunisian peach orchards (Bouagga et al. 2014), there are concerns regarding the effects of food-based attractants on the environment and on the non-target organisms (Burns et al. 2001; Barry et al. 2003). AAL&K bait stations have not been studied in Tunisia.

The first objective of our study was to compare the effects of Ceranock and AAL&K attract-and-kill bait stations with the spray application of deltamethrin and dimethoate insecticides on *C. capitata* numbers and fruit damage in early and mid-season variety. The second objective was to evaluate the effects of these treatments on the abundance of non-target insects.

## Materials and Methods

### Attract-and-kill systems

Two types of attract-and-kill bait stations were tested. The Ceranock<sup>®</sup> bait station, which was supplied by Russell IPM (United Kingdom), has three parts: a plastic hook, which is used to hang the device from a tree branch; a plastic case; and a sponge impregnated with the attractive bait (hydrolysed proteins and citrus plant extract at 5 g/bait station) and insecticide (alpha-cypermethrin at 0.01 g/bait station). The average 'lifespan' of this bait station is 4 months under normal field conditions. As recommended by the manufacturer, 400 Ceranock

bait stations/ha were deployed in the peach orchards in this study.

The AAL&K<sup>®</sup> bait station, which was supplied by Atlas Agro (Switzerland), consists of a tube containing 150 g of attracticide paste, which is a mixture of attractive bait (enriched ginger oil as male *C. capitata* parapheromone at 10%), insecticide (permethrin at 6%) and stabilizer (at 84%). This product is applied as droplets of paste on the trees, and its average lifespan is 4 weeks under normal field conditions. As recommended by the manufacturer, it was applied in peach orchards with an average of 3000 droplets (225 g)/ha (6–7 droplets per tree), and droplets were placed on the undersides of leaves.

### Field experiments

Experiments were conducted in three peach orchards in Tunisia. In two orchards, which were planted with early varieties (one with San-Pedro and the other with Flordastar), experiments were conducted from March to June 2013; these orchards were located in the Alelcha and Ourdanine areas in the coastal region of Tunisia (table 1). In one orchard, which was planted with a mid-season variety (Royal Glory), an experiment was conducted from May to July 2014; this orchard was located in north-eastern Tunisia (table 1). In each orchard, the efficacy of Ceranock and AAL&K bait stations was compared with a conventional approach that used an organophosphate insecticide (dimethoate at 100 ml/hl) and a pyrethroid insecticide (deltamethrin at 83 ml/hl) as cover sprays. Each of the three orchards had three plots of 1 ha each corresponding to the three treatments (the conventional insecticides and the Ceranock and AAL&K bait stations). The treatments are summarized in table 1. In plots treated with conventional insecticides, the insecticides were applied according to regular agricultural practices and label guidelines. The insecticides were applied with a high pressure sprayer equipped with turbulence chamber nozzles. Insecticides were sprayed at a pressure of 6–7 bars to run-off resulting in complete and even coverage of the tree canopies. The bait stations were deployed at the rates indicated in the previous section and on the dates indicated in table 1.

### Monitoring of *C. capitata* numbers

To monitor the numbers of male *C. capitata* in all plots, we used 'McPhail' traps baited with trimedlure mixed with dichlorvos (DDVP) as a killing agent. Six of these traps were placed in each plot and were checked

**Table 1** Background information on the orchards and treatments used in this study

Orchard (area)	Coordinates	Treatment	Active ingredient (AI)	Application number	Application date
Alelcha	35°42'29"N 10°40'35"E, elevation: 58 m	Conventional approach	Dimethoate	2	13 March 2013
					24 March 2013
		Ceranock attract-and-kill AAL&K attract-and-kill	Deltamethrin	1	24 April 2013
			$\alpha$ -Cypermethrin	1	30 March 2013
			Permethrin	2	30 March 2013
Ouardanine	35°31'46"N 10°33'06"E, elevation: 96 m	Conventional approach	Dimethoate	2	02 May 2013
					24 April 2013
		Ceranock attract-and-kill AAL&K attract-and-kill	Deltamethrin	1	25 May 2013
			$\alpha$ -Cypermethrin	1	15 May 2013
			Permethrin	2	30 March 2013
Morneg	36°40'52"N 10°17'26"E, elevation: 32 m	Conventional approach	Dimethoate	3	02 May 2013
					07 May 2014
					22 May 2014
					19 June 2014
					19 March 2014
		Ceranock attract-and-kill AAL&K attract-and-kill	Deltamethrin	3	03 April 2014
					22 April 2014
					07 May 2014
					07 May 2014
					28 May 2014
					18 June 2014

weekly. The males of *C. capitata* captured in each trap were counted and removed weekly.

#### Evaluation of fruit damage

In each plot, 10 trees were randomly selected and marked. From each one, 20 fruits from each orientation (east, west, north and south) were marked and examined. The number of oviposition punctures per marked fruit was determined weekly. For each tree, the proportion of fruit damaged was calculated as the number of fruit with at least one oviposition puncture over the total number of examined fruits.

#### Effect of Ceranock and AAL&K bait stations on non-target insects

The effects of the two kinds of attract-and-kill bait stations on the abundance of non-target insects were assessed in the orchards at Alelcha and Ouardanine using beat sheet samples. Samples were collected 7 days before and 5, 12 and 19 days after the bait stations were deployed or after deltamethrin and dimethoate were applied. Each sampling was carried out on 15 trees per plot according to the method described by Fauvel et al. (1981). On each sampling date, five branches per tree were beaten, and insects

were collected on a white rectangular beat sheet, giving a total of 75 sampled branches per treatment per sampling date per plot. The samples were kept in 90% alcohol and were identified to family and counted in the laboratory. The families of non-target insects selected for this study were Chrysopidae (Neuroptera), Coccinellidae (Coleoptera) and Miridae (Hemiptera). These families were selected because they contain species that are common and important in peach orchards in Tunisia.

#### Statistical analysis

For each orchard, a generalized linear model (GLM) with Poisson error (Log link) was used to determine how numbers of *C. capitata* males caught in the McPhail traps were affected by treatment (Ceranock bait station, AAL&K bait station or conventional approach), date and the interaction between treatment and date. We then compared the curves describing changes in male numbers over time for the three treatments by calculating area under disease progress curve (AUDPC) values, which were then analysed using analysis of variance (ANOVA).

A GLM with binomial error (logit link) was used to analyse the proportions of fruit damaged as a function

of treatment, date and interaction between these two factors.

A GLM with Poisson error (Log link) was used to analyse the abundances of non-target insects as a function of treatment, date and their interaction. All statistical analyses were performed using R project for statistical computing (R Development Core Team, 2008).

## Results

### *C. capitata* numbers

As indicated by AUDPC values, the abundance of *C. capitata* males significantly differed among treatments in the Alelcha orchard ( $F_{2, 15} = 129.81$ ,  $P < 0.001$ ), in the Ouardanine orchard ( $F_{2, 15} = 43.18$ ,  $P < 0.001$ ) and in the Morneg orchard ( $F_{2, 12} = 357.6$ ,  $P < 0.001$ ).

In the Alelcha orchard, the abundance of *C. capitata* males was affected by treatment ( $\text{Dev}_{2, 243} = 818.6$ ,  $P < 0.001$ ), date ( $\text{Dev}_{14, 229} = 6868.3$ ,  $P < 0.001$ ) and their interaction ( $\text{Dev}_{24, 205} = 50.2$ ,  $P = 0.0013$ ). *C. capitata* males were significantly more abundant in plots treated with conventional insecticides than in plots treated with AAL&K and Ceranock bait stations (fig. 1a).

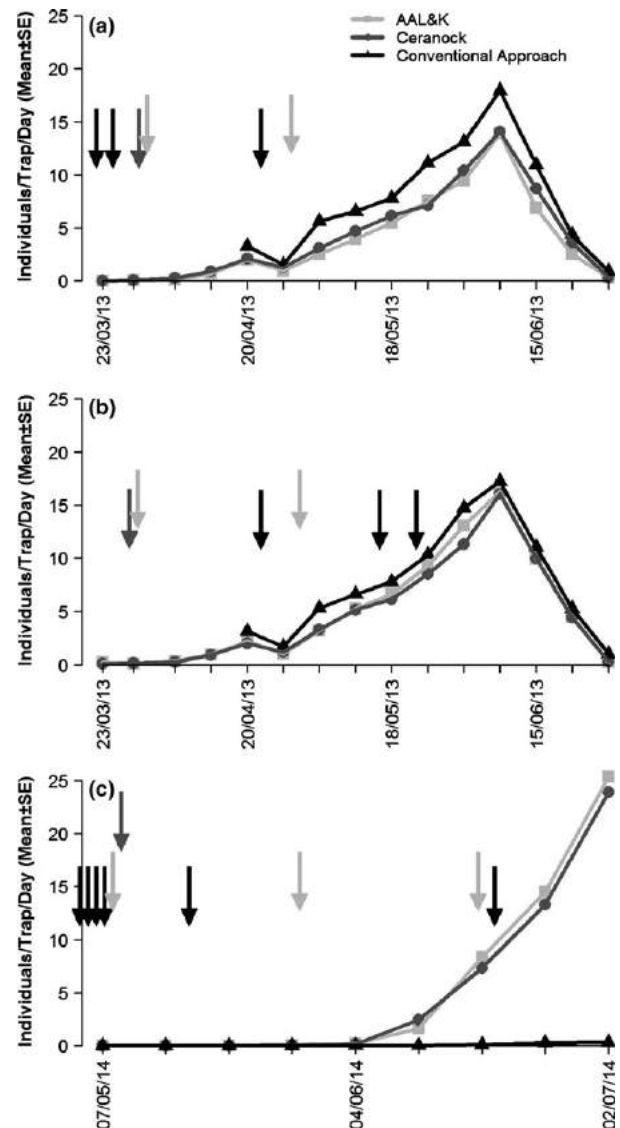
In the Ouardanine orchard, the abundance of *C. capitata* males was affected by treatment ( $\text{Dev}_{2, 243} = 8477.1$ ,  $P < 0.001$ ), date ( $\text{Dev}_{14, 229} = 7763.2$ ,  $P < 0.001$ ) and their interaction ( $\text{Dev}_{24, 205} = 55.8$ ,  $P < 0.001$ ). The number of males was initially low and did not exceed 1.9 individuals/trap/day until 27 April 2013 (fig. 1b). After this date, *C. capitata* numbers increased steadily to a peak on 8 June 2013.

In the Morneg orchard, the abundance of *C. capitata* males was affected by treatment ( $\text{Dev}_{2, 133} = 2571.1$ ,  $P < 0.001$ ) and date ( $\text{Dev}_{8, 299} = 7077.00$ ,  $P < 0.001$ ) but was not affected by their interaction ( $\text{Dev}_{16, 109} = 55.80$ ,  $P = 0.40$ ). Numbers of *C. capitata* males did not differ among treatments until 13 May 2014 (fig. 1c). After this date, *C. capitata* numbers increased more in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional insecticides.

The numbers of *C. capitata* males differed among the three orchards ( $P < 0.001$ ). The numbers were lower in orchards with the early-ripening varieties (in Alelcha and Ouardanine) than in the orchard with the mid-season ripening peach variety (in Morneg).

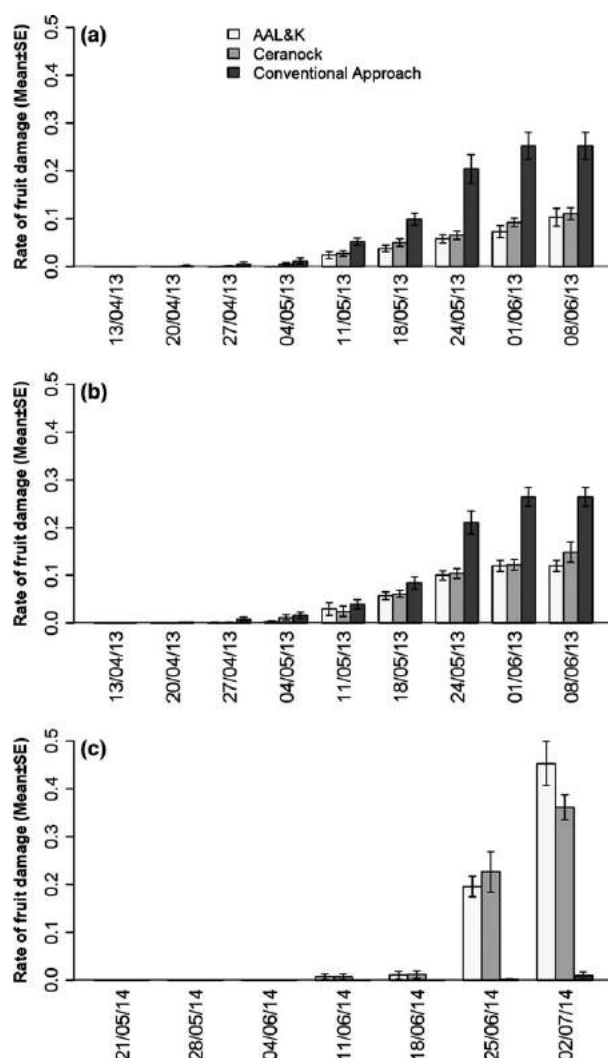
### Fruit damage

The proportion of fruit damaged was affected by treatment and date in the Alelcha orchard



**Fig. 1** Mean numbers of *C. capitata* males captured per McPhail tarp and per day in plots treated with AAL&K and Ceranock attract-and-kill bait stations and with conventional insecticides in three peach orchards in Tunisia. (a) the Alelcha orchard in 2013; (b) the Ouardanine orchard in 2013; and (c) the Morneg orchard in 2014. Arrows indicate when bait stations were deployed (light grey for AAL&K, dark grey for Ceranock) and when insecticides were applied (black).

( $\text{Dev}_{2, 537} = 439.44$ ,  $P < 0.001$ ;  $\text{Dev}_{14, 529} = 2601.49$ ,  $P < 0.001$ , respectively), in the Ouardanine orchard ( $\text{Dev}_{2, 537} = 779.00$ ,  $P < 0.001$ ;  $\text{Dev}_{14, 529} = 2601.49$ ,  $P < 0.001$ , respectively) and in the Morneg orchard ( $\text{Dev}_{2, 207} = 1275.50$ ,  $P < 0.001$ ;  $\text{Dev}_{8, 201} = 3777.40$ ,  $P < 0.001$ , respectively). The interaction between treatment and date was significant in the Morneg orchard ( $\text{Dev}_{16, 189} = 15.60$ ,  $P < 0.001$ ) but not in the other two orchards.



**Fig. 2** Proportion of fruit damaged by *C. capitata* in plots treated with AAL&K and Ceranock attract-and-kill bait stations and with conventional insecticides in three peach orchards in Tunisia. (a) the Alelcha orchard in 2013; (b) the Ourdanine orchard in 2013; and (c) the Morneg orchard in 2014. Values are means  $\pm$  SE.

In the Alelcha and Ourdanine orchards, the proportion of fruit damaged at harvest was about two times lower in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional insecticides (fig. 2a,b).

In the Morneg orchard, the proportion of fruit damaged at harvest was substantially greater in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional insecticides (fig. 2c).

#### Non-target insects

The abundance of the different families of non-target insects did not significantly differ among treatments

on 04 November 2013, which was before insecticides were sprayed and bait stations were deployed ( $P = 0.954$ ). The abundance of non-target insects did not significantly differ among treatments after 04 November 2013 ( $P < 0.001$ ).

Chrysopidae abundance significantly differed among treatments in the Alelcha orchard ( $P < 0.001$ , table 2A) and in the Ourdanine orchard ( $P < 0.001$ , table 2B) and among sampling dates within the treatments (table 2A,B). Chrysopidae were more abundant in plots treated with Ceranock bait stations than in plots treated with AAL&K bait stations or with conventional insecticides at the Alelcha and Ourdanine orchards (fig. 3a,b).

Coccinellidae abundance significantly differed among treatments in the Alelcha orchard ( $P = 0.0021$ , table 2A) and in the Ourdanine orchard ( $P < 0.001$ , table 2B) and among sampling dates within the treatments (table 2A,B). Coccinellidae were significantly more abundant in plots treated with Ceranock bait stations than with AAL&K bait stations or conventional insecticides (fig. 3a,b).

Miridae abundance did not significantly differ in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations, but Miridae abundance was significantly greater ( $P = 0.012$ , table 2B) in plots treated with Ceranock and AAL&K bait station than in plots treated with conventional insecticides (fig. 3).

#### Discussion

In this study, *C. capitata* numbers were lower in two orchards with early-ripening varieties (in Alelcha and Ourdanine areas) than in an orchard with a mid-season variety (in the Morneg area). In the orchards with the early-ripening varieties, fruit damage and numbers of *C. capitata* males were two-fold lower in plots treated with Ceranock and AAL&K attract-and-kill bait stations than in plots treated with conventional insecticides. The bait stations, however, were less effective than conventional pesticides in the orchard with a mid-season ripening variety and with high *C. capitata* numbers. We also found that Chrysopidae, Coccinellidae and Miridae families were more abundant in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional insecticides.

In Alelcha and Ourdanine orchards, *C. capitata* numbers were initially low (0.075 individuals/trap/day), increased (10.93 individuals/trap/day) with increasing temperature and fruit receptivity and then decreased to 0.91 individuals/trap/day at the end of



Taxa of non-target insects	Effect	d.f.	Deviance	Resid. d.f.	Resid. Dev	Pr(>Chi)
<b>A</b>						
Chrysopidae	Date	5	24.92	48	41.06	0.005
	Treatment	2	14.29	46	26.76	0.018
	Date × Treatment	10	23.40	36	3.36	0.002
Coccinellidae	Date	5	1.21	48	37.15	0.015
	Treatment	2	8.51	46	24.85	0.002
	Date × Treatment	10	9.46	36	7.84	0.074
Miridae	Date	5	2.34	48	24.31	<0.001
	Treatment	2	5.32	46	18.99	0.070
	Date × Treatment	10	9.14	36	4.59	0.155
<b>B</b>						
Chrysopidae	Date	5	37.72	48	32.90	<0.001
	Treatment	2	6.89	46	25.99	0.032
	Date × Treatment	10	14.22	36	11.78	0.163
Coccinellidae	Date	5	23.08	48	61.73	<0.001
	Treatment	2	21.16	46	40.57	<0.001
	Date × Treatment	10	35.66	36	4.91	<0.001
Miridae	Date	5	39.79	48	43.50	<0.001
	Treatment	2	8.96	46	34.55	0.011
	Date × Treatment	10	31.46	36	3.09	<0.001

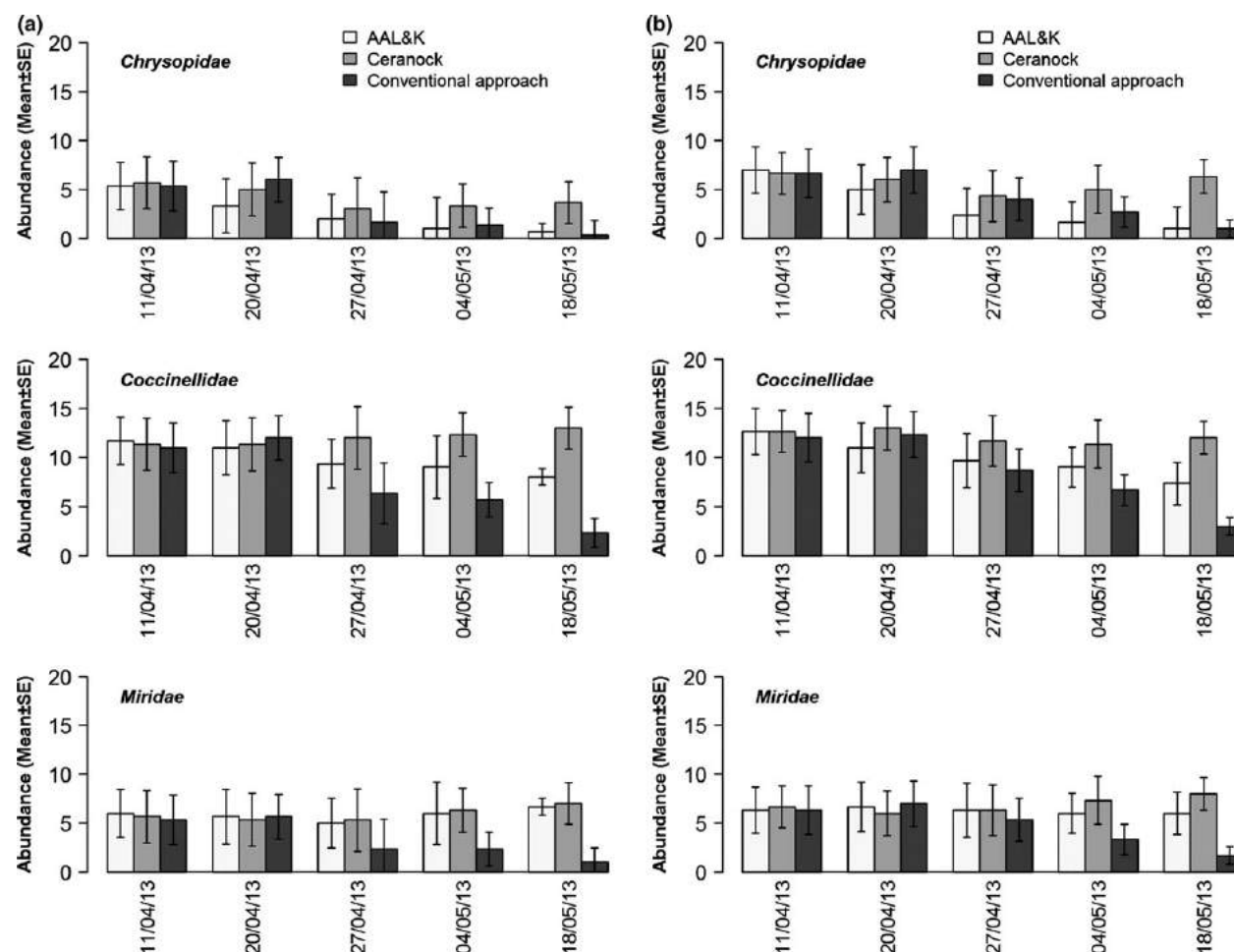
**Table 2** Statistics derived from generalized linear models with Poisson error for the effects of treatment, date and their interaction on the abundances of non-target insects (Chrysopidae, Coccinellidae and Miridae) in the Alelcha orchard (A) and the Ouardanine orchard (B)

the fruiting period because of harvest and the absence of other host fruits in the orchards.

In the Morneg orchard, *C. capitata* numbers remained low until the beginning of June. *C. capitata* numbers increased gradually as temperatures increased to about 29°C (Figure S1) and as host fruits, like those of figs and prickly pears, became available in nearby fields. *C. capitata* populations are greatly influenced by temperature and the presence of alternate host plants (Israely et al. 1997; Alemany et al. 2004; Campos et al. 2007). Thus, the low numbers of *C. capitata* observed in March, April and May under Tunisian conditions can explain why the attract-and-kill technique was effective in orchards with early-ripening varieties. Similar results were found by Bouagga et al. (2014), who reported that the use of Ceranock bait stations in Tunisian peach orchards reduced fruit damage by sevenfold compared to the untreated control. Khalaf et al. (2013) showed that the deployment of Ceranock bait stations decreased *C. capitata* numbers and fruit infestation in early ripening apricot. Reduced efficacy of attract-and-kill systems at high pest densities has been previously reported (Downham et al. 1995; Losel et al. 2000; Ebbinghaus et al. 2001). Other attract-and-kill systems have shown to be effective against *C. capitata* and other fruit fly species in other countries include the Magnet MED and the prototype L&K tube systems in Spain (Navarro-Llopis et al. 2013, 2014) and the GF-120 system in the USA (Prokopy et al. 2000). It

would be useful to test these systems in citrus, peach and apricot orchards in Tunisia.

For early-ripening varieties, we showed that fruit damage caused by *C. capitata* was twofold lower in plots treated with either kind of bait station than in plots treated with conventional organophosphate insecticides (fig. 2). Other studies have also reported that the attract-and-kill technique is more effective than conventional insecticide sprays against *Bactrocera zonata* (Diptera: Tephritidae) in Mango orchards (Temerak et al. 2012) and against *C. capitata* in citrus orchards (Navarro-Llopis et al. 2010). The poor performance of AAL&K and Ceranock bait stations in terms of reducing *C. capitata* numbers and fruit damage in orchards planted with a mid-season variety suggests that AAL&K and Ceranock bait stations should be deployed at 400 and 500 bait stations per ha, respectively, when *C. capitata* numbers are very high. The performance of AAL&K and Ceranock bait stations might also be improved by deploying the stations earlier in the season to prevent *C. capitata* numbers from increasing to high levels later in the season. Early treatment was effective for the conventional insecticides in the orchard with the mid-season variety; at that orchard, insecticide treatments began on 19 March 2013 whereas bait stations were not deployed until about 2 months later. If the baits stations are deployed early, the lifespan of each kind of station should be considered.



**Fig. 3** Numbers of non-target insects (Chrysopidae, Coccinellidae and Miridae) in plots treated with AAL&K and Ceranock attract-and-kill bait stations and with conventional insecticides in Alecha (a) and Ourdanine (b) peach orchards. Non-target insects were sampled with beat sheets, and values are means  $\pm$  SE per tree.

In addition to effectively controlling *C. capitata* numbers and fruit damage in orchards planted with early-ripening varieties, the attract-and-kill bait stations caused less harm to non-target insects than conventional insecticides. Chrysopidae, Coccinellidae and Miridae were more abundant in plots treated with Ceranock and AAL&K bait stations than in plots treated with conventional insecticides (fig. 3). This can be explained by the absence of organophosphate cover sprays in the attract-and-kill technique. Organophosphate insecticides are known to negatively affect non-target organisms (Chang et al. 2013). In conventional control, which depends mainly on the application of broad-spectrum insecticides, non-target insects are exposed to acute and long-term toxic effects of insecticides directly via contact and/or indirectly via ingestion of contaminated prey (Bostanian et al. 2009). In attract-and-

kill systems, the use of insecticides (the killing agent) is limited to the treated devices. As a consequence, attract-and-kill bait stations have minimal lethal and sublethal effects on non-target insects. The use of a pheromone should increase bait station selectivity (Katsoyannos et al. 1999) and should maximize the number of flies attracted and the lifespan of the dispensers (Navarro-Llopis et al. 2008).

Our study demonstrates that attract-and-kill bait stations are more effective than conventional insecticides for the control of *C. capitata* in peach orchards planted with early-ripening varieties. The bait stations also caused less harm to non-target insects than conventional insecticide applications. These results indicate that attract-and-kill bait stations represent a good alternative to conventional insecticide sprays for the control of *C. capitata* in Tunisian peach orchards planted with early-ripening varieties.

## Acknowledgements

We thank the growers who kindly allowed us to conduct the trials in their orchards. We thank Russell IPM for providing the Ceranock devices, Atlas Agro for providing the AAL&K tubes and the technical team of the laboratory of entomology in the High Agronomic Institute of Chott-Mariem (ISA) for their help with the experiments. We also thank Frédéric Chiroleu for his help in statistical analysis, H  l  ne Delatte and two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript.

## References

- ## Acknowledgements
- We thank the growers who kindly allowed us to conduct the trials in their orchards. We thank Russell IPM for providing the Ceranock devices, Atlas Agro for providing the AAL&K tubes and the technical team of the laboratory of entomology in the High Agronomic Institute of Chott-Mariem (ISA) for their help with the experiments. We also thank Frédéric Chiroleu for his help in statistical analysis, Héléne Delatte and two anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript.
- ## References
- Aleman A, Miranda MA, Alonso R, Martin Escorza C, 2004. Efectividad del trapeo masivo de hembras de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) a base de atrayentes alimentarios. “Efecto-borde” y papel de los frutales abandonados como potenciadores de la plaga. Bol San Veg Plagas, 30, 255–264.
- Barry JD, Vargas RI, Miller NW, Morse JG, 2003. Feeding and foraging of wild and sterile Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in the presence of spinosad bait. J Econ Entomol, 96, 1405–1411.
- Bostanian NJ, Thistlewood HA, Hardman JM, Laurin MC, Racette G, 2009. Effect of seven new orchard pesticides on *Galendromus occidentalis* in laboratory studies. Pest Manag Sci, 65, 635–639.
- Bouagga S, Nayem H, Ben-Hlima KM, Jammazi A, Djeoual K, AL-Zaidi S, 2014. Evaluation of attract and kill system to combat *Ceratitis capitata* on peach trees in Tunisia. J Agric Sci Tech, A4, 612–619.
- Boulahia-Kheder S, Loussaief F, Ben Hmidène A, Trabelsi I, Jrad F, Akkari Y, Fezzani M, 2012. Evaluation of two IPM programs based on mass trapping against the Mediterranean fruit fly *Ceratitis capitata* on citrus orchards. Tunisian J P Pro, 7, 55–68.
- Burns RE, Harris DL, Moreno DS, Eger JE, 2001. Efficacy of spinosad bait sprays to control Mediterranean and Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in commercial citrus in Florida. Fla Entomol, 84, 672–678.
- Campos JM, Fibla Queral JM, Martinez-Ferrer MT, 2007. Efecto de frutales aislados en las poblaciones de *C. capitata* en parcelas de citricos. Levante Agrícola, 385, 100–106.
- Chang LC, Il KC, Qing XL, Nicholas CM, Vargas RI, Ling C, 2013. A potential field suppression system for *Bactrocera dorsalis* Hendel. J Asia Pac Entomol, 16, 513–519.
- Downham MCA, Mc-Veig LJ, Moawad GM, 1995. Field investigation of an attracticide control technique using the sex-pheromone of the Egyptian cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera: Noctuidae). Bull Entomol Res. 85. 463–472.
- Driouchi A, 1990. Evaluation économique des pertes causées par la mouche méditerranéenne des fruits: Cas de l'économie agricole Tunisienne Rapport de mission d'un expert consultant AIEA/FAO. Division de l'assistance technique et de la coopération, Tunisie.
- Ebbinghaus D, Losel P, Romeis J, Cianciulli-Teller M, Leusch H, Olszak R, 2001. Appeal: efficacy and mode of action of attract and kill for codling moth control. Pheromones for insect control in orchards and vineyards. IOBC/WPRS Bull, 24, 95–99.
- El-Sayed AM, Suckling DM, Byers JA, Jang EB, Wearing CH, 2009. Potential of lure and kill in long-term pest management and eradication of invasive species. J Econ Entomol, 102, 815–835.
- Fauvel G, Atger P, Cotton D, Faivre AF, 1981. Etude de l'évolution des insectes auxiliaires et de leurs relations avec le psylle du poirier (*Psyllapyri* L.) et l'acarien rouge (*Panonychus ulmi* Koch) dans deux vergers du Sud-Est de la France en 1979. Agronomie, EDP Sci, 1, 813–820.
- Gerson U, Cohen E, 1989. Resurgences of spider mites (Acari: Tetranychidae) induced by synthetic pyrethroids. Exp Appl Acarol, 6, 29–46.
- Hafsi A, Harbi A, Rahmouni R, Chermiti B, 2015. Evaluation of the efficiency of mass trapping of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) in Tunisian citrus orchards using two types of traps: Ceratrap® and Tri-pack®. Acta Hort (ISHS), 1065, 1049–1056.
- Israely N, Yuval B, Kitron U, Nestel D, 1997. Population fluctuations of adult Mediterranean fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in a Mediterranean heterogeneous agricultural region. Environ Entomol, 26, 1263–1269.
- Katsoyannos BI, Papadopoulos NT, Heath RR, Hendrichs J, Kouloussis NA, 1999. Evaluation of synthetic food-based attractants for female Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in Mc-Phail type traps. J Appl Entomol, 123, 607–612.
- Khalaf MZ, Alrubeai HF, Al-zaidi S, 2013. Efficacy of Ceranock attract and kill system as a control method of Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* in apricot orchards in Central Iraq. J Agric Sci Tech, 3, 732–736.
- Kroschel J, Zagarra O, 2013. Attract and kill as a new strategy for the management of the potato tuber moths *Phthorimaea operculella* (Zeller) and *Symmetrischema tangerina* (Gyen) in potato: evaluation of its efficacy under potato field and storage conditions. Pest Manag Sci, 69, 1205–1215.
- Liquido NJ, Cunningham RT, Nakagawa S, 1990. Host plants of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) on the Island of Hawaii. J Econ Entomol, 83, 1863–1878.
- Losel P, Penners G, Potting R, Ebbinghaus D, Elbert A, 2000. Laboratory and field experiments towards the development of an attract and kill strategy for the control of the codling moth, *Cydia pomonella* (L.). Entomol Exp Appl, 95, 39–46.



- Magana C, Hernandez-Crespo P, Ortego F, Castanera P, 2007. Resistance to malathion in field populations of *Ceratitis capitata*. *J Econ Entomol*, 100, 1836–1843.
- Manrakhan A, Kotze C, Daneel JH, Stephen PR, Beck RR, 2013. Investigating a replacement for malathion in bait sprays for fruit fly control in South Africa citrus orchards. *Crop Prot*, 43, 45–53.
- Mansour M, 2009. Attract and kill for codling moth *Cydia pomonella* (Linnaeus) (Lepidoptera: Tortricidae) control in Syria. *J Appl Entomol*, 134, 234–242.
- Martinez-Ferrer M, Campos JM, Fibla JM, 2010. Field efficacy of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) mass trapping technique on clementine groves in Spain. *J Appl Entomol*, 136, 181–190.
- Michaud JP, 2003. Toxicity of fruit fly baits to beneficial insects in citrus. *J Insect Sci*, 3, 1–9.
- Michaud JP, Grant AK, 2003. IPM-compatibility of foliar insecticides for citrus: indices derived from toxicity to beneficial insects from four orders. *J Insect Sci*, 3, 18.
- Miranda MA, Alonso R, Alemany A, 2001. Field evaluation of Medfly (Diptera, Tephritidae) female attractants in a Mediterranean agrosystem (Balearic Islands, Spain). *J Appl Entomol*, 125, 333–339.
- Navarro-Llopis V, Alfaro F, Domínguez J, Sanchis J, Primo J, 2008. Evaluation of traps and lures for mass trapping of Mediterranean fruit fly in citrus groves. *J Econ Entomol*, 101, 126–131.
- Navarro-Llopis V, Domínguez-Ruiz J, Zarzo M, Alfaro C, Primo J, 2010. Mediterranean fruit fly suppression using chemosterilants for area wide integrated pest management. *Pest Manag Sci*, 66, 511–519.
- Navarro-Llopis V, Primo J, Vasca S, 2013. Efficacy of attract-and-kill devices for the control of *Ceratitis capitata*. *Pest Manag Sci*, 69, 478–482.
- Navarro-Llopis V, Primo J, Vacas S, 2014. Bait station devices can improve mass trapping performance for the control of the Mediterranean fruit fly. *Pest Manag Sci*, 71, 923–927.
- Prokopy RJ, Wright SE, Black JL, Hu XP, Mc-Guire MR, 2000. Attracticidal spheres for controlling apple maggot flies: commercial orchard trials. *Entomol Exp Appl*, 97, 293–299.
- R Development Core Team, 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Temerak S, Lysandrou M, Moussa A, Chloridis A, Nagy P, 2012. Spinosad bait an organic green bio-insecticide for the control of the Cucurbit fly *Dacus ciliatus* and the Peach fly *Bactrocera zonata* in Egypt. *TJPP*, 92.

### Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Fig. S1.** Mean temperatures between March and July in Alelecha and Ouardanine orchards in 2013 and in the Morneg orchard in 2014.

### **Annexe 3 :**

**Hafsi A.**, Facon B., Ravigné V., Chiroleu F., Quilici S., Chermitti B. & Duyck P.F. & (2016)  
Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): Does fruit composition  
influence larval performance? BMC Ecology, 16:40, DOI: 10.1186/s12898-016-0094-8.


Cet article correspond à la partie 3, chapitre 1 du manuscrit.

RESEARCH ARTICLE

Open Access



# Host plant range of a fruit fly community (Diptera: Tephritidae): does fruit composition influence larval performance?

Abir Hafsi<sup>1,2</sup>, Benoit Facon<sup>1,3</sup>, Virginie Ravigné<sup>1</sup>, Frédéric Chiroleu<sup>1</sup>, Serge Quilici<sup>1</sup>, Brahim Chermiti<sup>2</sup> and Pierre-François Duyck<sup>1,4\*</sup> 

## Abstract

**Background:** Phytophagous insects differ in their degree of specialisation on host plants, and range from strictly monophagous species that can develop on only one host plant to extremely polyphagous species that can develop on hundreds of plant species in many families. Nutritional compounds in host fruits affect several larval traits that may be related to adult fitness. In this study, we determined the relationship between fruit nutrient composition and the degree of host specialisation of seven of the eight tephritid species present in La Réunion; these species are known to have very different host ranges *in natura*. In the laboratory, larval survival, larval developmental time, and pupal weight were assessed on 22 fruit species occurring in La Réunion. In addition, data on fruit nutritional composition were obtained from existing databases.

**Results:** For each tephritid, the three larval traits were significantly affected by fruit species and the effects of fruits on larval traits differed among tephritids. As expected, the polyphagous species *Bactrocera zonata*, *Ceratitis catovirii*, *C. rosa*, and *C. capitata* were able to survive on a larger range of fruits than the oligophagous species *Zeugodacus cucurbitae*, *Dacus demmerezi*, and *Neoceratitis cyanescens*. Pupal weight was positively correlated with larval survival and was negatively correlated with developmental time for polyphagous species. Canonical correspondence analysis of the relationship between fruit nutrient composition and tephritid survival showed that polyphagous species survived better than oligophagous ones in fruits containing higher concentrations of carbohydrate, fibre, and lipid.

**Conclusion:** Nutrient composition of host fruit at least partly explains the suitability of host fruits for larvae. Completed with female preferences experiments these results will increase our understanding of factors affecting tephritid host range.

**Keywords:** Tephritidae, Nutrients composition, Carbohydrate, Food webs, Host range

## Background

Arthropods constitute the most diverse group of animals on Earth, and a large fraction of Arthropod species are phytophagous [1]. Phytophagous insects range from those that are strictly monophagous, i.e., that are able to develop on only one host plant, to those that are extremely polyphagous, i.e., that are able to develop on

hundreds of plant species belonging to numerous families [2]. Most phytophagous insect species, however, are specialised for feeding on a small range of host plants, and this specialisation is thought to have contributed to the huge diversification of insects that consume plants [1, 3, 4].

The diet breadth of phytophagous insect is shaped by many evolutionary and ecological processes [3, 5, 6]. In most species, females locate, recognise and accept host plants for oviposition, eggs hatch on the host plants, and larvae develop to the adult stage by consuming various parts of the host plants. Diet breadth is therefore

\*Correspondence: duyck@cirad.fr

<sup>4</sup> UMR « Peuplements Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical », CIRAD Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l'Irat, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France

Full list of author information is available at the end of the article

the product of female choice and larval performance [1, 7]. Both traits have been shown to evolve rather rapidly [8]. As a result of their joint evolution, female preferences generally but not always correlate with larval performances [9]. The lack of correlation between female preference and larval performance has been previously reported in some studies [10–13]. In particular, the link between female preference and larval performance varies with the degree of diet specialization [6] and depends on the taxonomic diversity of studied host plants [6, 12]. Correlations between female preference and larval performance are more often observed for monophagous insects than for polyphagous insects and across and within plant families than among genotypes within a plant species [6, 12]. Balgawi et al. [10] suggested that host preferences may not be the result of optimization of the preference-performance relationship but linked with other behavioural, physio-chemical and/or physiological associations between insects and their larval hosts. In the field, availability and abundance of host plants and predation may also modify this relationship [13, 14]. While females very rarely prefer a plant that does not support good performance of their offspring [6], larvae may often develop on a larger set of host plants than that selected by females [11, 15, 16]. Hence, larval performance can provide insight into the potential diet breadth of a species [17].

Larval performance is influenced by a number of factors related to the ecological context, i.e., which plants are present in the environment and their availability for insects [18, 19], and to plant intrinsic value for larval development and survival [10, 20–22]. Plants furnish phytophagous insects with an array of vital resources. Moreover, plants in most families contain toxic compounds, including secondary metabolites [23, 24]. Secondary metabolites have been widely described in the vast literature on insect-plant coevolution [25–27]. Chemicals can alter the nutritional value of plant tissues by making them poisonous [28, 29] especially to polyphagous species that feed on vegetative organs or inflorescences. Some polyphagous insects, however, feed and develop in the pulp of fleshy fruits from a wide range of species and families. Frugivorous Tephritidae, for example, feed on many kinds of ripening and commercially grown fruits whose defensive compounds disappear when fruits are ripe [30].

Various nutritional compounds in host plants affect the life history traits of phytophagous larvae [31, 32]. Carbohydrates and lipids in particular greatly affect larval performance, while mineral nutrition may be more crucial for adult fecundity [25]. As a consequence, plants that differ in nutrient content often differ in their effects on insect fitness [21, 22, 26]. Understanding how larval

performance relates to plant nutrient composition should therefore shed light on the determinants of insect host range.

Plant availability for insects depends on plant abundance and phenology but also on biotic interactions. In most if not all natural or agronomic landscapes, the same plants can serve as hosts for several phytophagous insect species, whose host ranges may overlap at different scales [33, 34]. Understanding how phytophagous insect communities organize on a given plant community requires the study of the determinants of diet breadth for the different insect species that share a large part of their host range in a given environment.

The tephritids of La Réunion Island are ideal for studying the effects of fruit composition on a community of phytophagous insects. The tephritids, also called true fruit flies, are economically important because many species in this family attack important fruit and vegetable crops in tropical and subtropical regions worldwide. La Réunion hosts eight tephritid species (two indigenous and six exotic) that infest a large number of cultivated and wild host plants in the same, rather small area; the island occupies 2512 km<sup>2</sup>. These eight species differ in diet breadth. Four species (*Ceratitis catairii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *Bactrocera zonata*) are polyphagous [35]. *Ceratitis rosa*, for example, is found on 60 host species belonging to 20 families in La Réunion [36]. In contrast, the four other species are considered to be oligophagous, i.e., they have a limited host range; *Dacus demmerezi*, *D. ciliatus*, and *Zeugodacus cucurbitae* are found mostly on Cucurbitaceae, and *Neoceratitis cyaneus* is mostly associated with Solanaceae [36]. In spite of these important differences, the diet breadths of the eight species do overlap in that the polyphagous species are able to infest Cucurbitaceae or Solanaceae and the oligophagous species may infest some hosts belonging to families other than the Cucurbitaceae or Solanaceae.

Laboratory studies with *C. catairii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata* [37] and other studies with the tephritids *B. dorsalis* [38] and *C. fasciventris* [39] have indicated that larval performances can differ drastically on different host species. The nutrient content of a larval diet greatly affects larval growth, developmental time, and survival and also affects the number and the fitness of the adult fruit flies produced [38, 40–42]. For instance, the low concentrations of carbohydrate in the upper parts of papaya and orange fruits reduce the development of *C. capitata*, while the high concentrations in the lower parts of the fruits enhance larval development [43]. Similarly, Nash and Chapman [44] found that *C. capitata* developmental time and larval survival are affected by protein quantity and quality as well as by carbohydrate quantity and quality.

**Table 1** List of host species studied

Family	Species	Common name
Anacardiaceae	<i>Mangifera indica</i>	Mango
Annonaceae	<i>Annona reticulata</i>	Custard apple
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Papaya
Combretaceae	<i>Terminalia catappa</i>	Indian almond
Cucurbitaceae	<i>Citrullus lanatus</i>	Water melon
	<i>Cucumis melo</i>	Melon
	<i>Cucumis sativus</i>	Cucumber
	<i>Cucurbita maxima</i>	Pumpkin
	<i>Cucurbita pepo</i>	Zucchini
	<i>Sechium edule</i>	Chayote
Moraceae	<i>Ficus carica</i>	Fig
Myrtaceae	<i>Psidium cattleyanum</i>	Strawberry guava
	<i>Psidium guajava</i>	Guava
Oxalidaceae	<i>Averrhoa carambola</i>	Star fruit
Rosaceae	<i>Eriobotrya japonica</i>	Loquat
	<i>Prunus domestica</i>	Plum
	<i>Prunus persica</i>	Peach
Rutaceae	<i>Citrus reticulata</i> Blanco	Mandarin
Solanaceae	<i>Capsicum frutescens</i>	Chilli
	<i>Solanum betacea</i>	Tree tomato
	<i>Solanum lycopersicum</i>	Tomato
	<i>Solanum melongena</i>	Eggplant

The studies cited in the previous paragraph suggested that fruit nutrient composition may be an important factor influencing the organization of tephritid communities. Determining whether this is true requires basic information on the relationship between fruit nutrient composition and the performance of individual tephritid species. In this study, we documented the potential host range of seven of the eight tephritid species in La Réunion by measuring larval performance on 22 host plants belonging to 11 plant families (Table 1), representing the most common crops and wild plants affected by tephritids on the island. For these 22 host plants, we gathered information on fruit nutrient composition from the literature and examined the extent to which fruit biochemical composition was associated with the observed differences in tephritid larval performance.

## Methods

### Tephritids

This study of tephritids in La Réunion included four polyphagous species (*C. catovirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*) and three oligophagous species (*D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* are mostly associated with cucurbit hosts, and *N. cyaneus* is mostly associated with Solanaceae fruits). *Dacus ciliatus* could not be included because of difficulties in its rearing. The seven species

were reared from specimens initially obtained from rose-apple (*Syzygium jambos*) for *C. catovirii*, beach naupaka (*Scaevola taccada*) for *C. capitata*, rose-apple for *C. rosa*, Indian almond (*Terminalia catappa*) for *B. zonata*, cucumber (*Cucumis sativus*) for *D. demmerezi*, zucchini (*Cucurbita pepo*) for *Z. cucurbitae*, and bugweed (*Solanum mauritianum*) for *N. cyaneus*. No permissions were required to collect these samples from the field. Larvae of *C. catovirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata* were subsequently reared on an artificial diet [45, 46] for generations F147–F160, F4–F10, F1–F3, and F118–F131, respectively. Larvae of *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* were reared on zucchini for generations F10–F18 and F54–F69, respectively, and larvae of *N. cyaneus* were reared on potato (*Solanum tuberosum*) for generations F10–F18. The species were not reared on the same food substrate because each was placed on the adequate artificial diet or host plant that enabled optimal development under laboratory conditions. In addition, some of these species are difficult to find in the field or to maintain in the laboratory, which explains the variability in the numbers of generations among species. Populations were maintained at several thousands of individuals per generation. Laboratory rearing was conducted under constant environmental conditions ( $25 \pm 1^\circ\text{C}$ ; 70 % relative humidity; L:D 12:12 photoperiod supplemented with natural light to maintain twilight conditions). Eggs were collected using an inverted perforated plastic cup swabbed with the flesh of host fruits; citrus for *C. catovirii*, *C. capitata*, *C. rosa*, and *B. zonata*; pumpkin for *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae*; and potato for *N. cyaneus*. Eggs were placed in a 2 % Nipagine/sodium benzoate solution and were incubated in environmental chambers at a constant temperature of  $25^\circ\text{C}$  for 30 h for *Z. cucurbitae*, 55 h for *N. cyaneus*, and for 48 h for the other five species.

### Experimental setup

An important technical challenge in measuring larval performance on intact fruits of many different plant species is the heterogeneity in fruit decay. We developed simplified diets that contained 250 g of fruit pulp without peel or seeds, 4 g of agar-agar (to provide a suitable texture), and 10 ml of a 4 % Nipagine/sodium benzoate solution (to prevent fungal and bacterial growth). While these diets differed from fresh fruits in term of physical texture, they allowed measuring individual fitness traits, following a high number of homogenous replicates, and obtaining comparable measurements of larval performance with a focus on fruit nutrient value.

Components of the diet were blended and placed in individual 5-ml plastic cups, each containing 5 g of mixture. Each combination of tephritid species and fruit species was represented by 50 replicate cups, giving a total

of 7700 cups. One neonate larva (<2 h old) was placed in each cup. Each cup was set in a shallow pan with sand to allow pupation. Because temperature greatly affects tephritid larval development, all experiments were carried out in environmental chambers at a constant temperature of 25 °C, which is favourable for the seven species [45–48].

### Larval performance

Three indicators of larval performance were assessed: survival rate, developmental time, and pupal weight. Pupal weight is a good indicator of female fecundity and therefore of individual female fitness in Tephritidae [49, 50]. Every 48 h during 60 days, all cups were examined and pupae were collected. Larval survival was recorded as the number of pupae recovered from each host. Developmental time was recorded as the time from placement in the cup to pupation. Each pupa was weighed (Sartorius® Germany, precision:  $10^{-4}$  g).

### Fruit nutrient composition

To study the relationship between tephritid larval performance and fruit nutrient composition, we gathered data on nutrient composition from the United States Department of Agriculture (USDA) National Nutrient Database for Standard Reference, the ANSES (French Agency for Food, Environmental and Occupational Health Safety) French Food Composition Table, and published studies (data used and references are presented in Additional file 1). For the 22 plant species, data on the content of water, proteins, total carbohydrates, fat, fibres, sodium, magnesium, potassium, phosphorus, calcium, iron, and vitamin C are presented in a data set available in Additional file 1. Nutrients that could not be documented for all 22 plant species were excluded from the analysis to avoid problems caused by missing data. While nutrient content obtained from the literature probably did not strongly differ from the diets used for trait measurements, water content could have been more affected during the processing of diets. In order to check if water content in database and diets were representative of fresh fruits, we measured water contents in diets and fresh fruits for six fruit species (*Annona reticulata*, *Carica papaya*, *Cucumis sativus*, *Cucurbita maxima*, *Psidium guajava*, and *Solanum lycopersicum*). A strong linear relationship was observed between the water contents of artificial diets and the water contents estimates from database ( $R^2 = 0.87$ ;  $P < 0.001$ ;  $Y = 0.90X + 12.13$ ) and between water contents in fresh fruits and water contents in artificial diets ( $P < 0.0001$ ;  $R^2 = 0.97$ ,  $Y = 0.96X + 6.28$ ) (Additional file 1). While artificial diets tend to contain more water than expected from literature data (intercept different from 0), differences between fruits were conserved (slope close to 1).

### Statistical analyses

All analyses were performed with R-3.2.2-win [51]. Larval survival was analysed using a general linear model (GLM) with a binomial error as a function of plant species, tephritid species, and interaction. Developmental time and pupal weight were analysed by analysis of variance (ANOVA) as a function of plant species, tephritid species, and interaction. The relationship between the three indicators of larval performance was investigated using linear models.

Canonical correspondence analysis (CCA) [52] was used to study the relationship between nutrient composition of the 22 host fruits and larval survival of the seven tephritid species using the function *pcaiv* in the *ade4* package [53]. The CCA analysis consist of carrying out a factorial correspondence analysis (FCA) on the fitted variables (larval survival of seven tephritid species on 22 fruit species) after the regression on the instrumental variables (chemical composition of 22 fruit species). The significance of CCA was tested by a Monte-Carlo test [54] that evaluated the significance and the stability of decomposition of the total inertia of larval survival with only permutation of the rows of biochemical composition table.

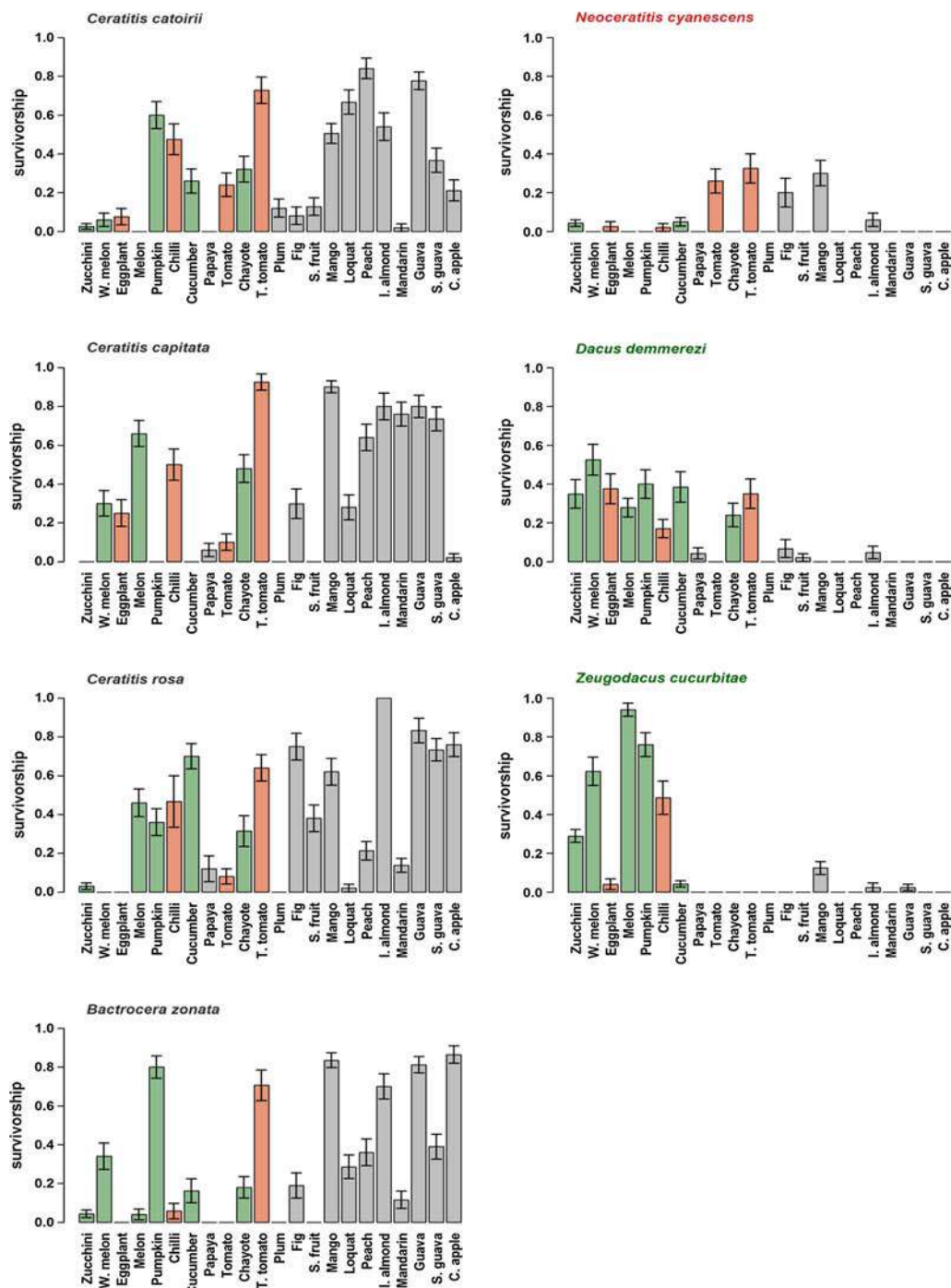
Results of CCA analyses (presented in Additional file 2) showed that the first axis of the factorial space explained 64.5 % of the global variability. The variability in larval survival of the seven tephritid species was mostly explained (64.9 %) by the contents of 12 nutrients in the 22 fruit species. A Monte-Carlo test showed that the inertia projected by 1000 permutations was not significant ( $P = 0.141$ ). Water, lipid, carbohydrate, and fibre were the nutrients most correlated with the first axis (correlations >0.5). A second CCA analysis restricted to these four nutrients was carried out to clarify their influence on larval survival and to increase the stability of the decomposition of inertia.

## Results

### Influence of host fruit on larval survival

Larval survival rates differed significantly among the fruit species ( $\Delta\text{Dev}_{21, 1119} = 7948$ ,  $P < 0.001$ ) and among the tephritid species ( $\Delta\text{Dev}_{6, 639} = 7942$ ,  $P < 0.001$ ); the interaction between tephritid and fruit species was also significant ( $\Delta\text{Dev}_{125, 2120} = 7817$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 1). Larvae of the polyphagous species *B. zonata*, *C. catoirii*, *C. capitata*, and *C. rosa* survived on a wide range of hosts (on 17–20 of the 22 fruit species tested). On these host fruits, the four polyphagous tephritid species had a larval survival rate ranging from 2 to 100 %, with the highest larval survival exceeding 60 % in tree tomato, guava, mango, and Indian almond. *Dacus demmerezi* and *Z. cucurbitae*, which are considered specialised on Cucurbitaceae fruits,





**Fig. 1** Larval survival for seven tephritid species reared on 22 host fruit species occurring in La Reunion. Values are mean  $\pm$  SE. Host fruits belonging to the Cucurbitaceae and Solanaceae are indicated by green and red, respectively. Host fruits are ordered by coordinate of the first axis of CCA analyses (see “Methods” section)

survived on 13 and 10 fruit species, respectively; survival of *D. demmerezi* was highest on six of the cucurbit species, and survival of *Z. cucurbitae* was highest on five of the cucurbit species. *Dacus demmerezi* and *Z. cucurbitae*

also survived on fruits from the Solanaceae (eggplant and chilli), the Anacardiaceae (mango), and the Combretaceae (Indian almond). *Neoceratitis cyanescens*, which is considered specialised on the Solanaceae family, had the

highest survival rate on fruit species belonging to the Solanaceae but also on mango, and was able to survive, albeit with lower survival rates, on cucumber and zucchini fruits.

#### Influence of host fruit on pupal weight

Pupal weight differed significantly among fruit species ( $F_{21, 24593} = 51.1$ ,  $P < 0.001$ ) and among tephritid species ( $F_{6, 198010} = 418.7$ ,  $P < 0.001$ ); the interaction between tephritid and fruit species was also significant ( $F_{76, 4457} = 9.4$ ,  $P < 0.001$ ) (Fig. 2). Across fruit species, pupal weight was lowest for *C. capitata* and highest for *D. demmerezi*. For the four polyphagous tephritids, pupal weight was highest on peach and tree tomato for *C. catovirii*; on guava, mango, and tree tomato for *C. capitata*; on guava for *C. rosa*; and on custard apple for *B. zonata*. For the three oligophagous tephritids, pupal weight was highest on cucumber for *D. demmerezi*, on zucchini and cucumber for *Z. cucurbitae*, and on tree tomato for *N. cyaneoscens*.

#### Relationship between pupal weight, larval survival, and developmental time

Developmental time differed significantly among fruit species ( $F_{21, 965} = 31.2$ ,  $P < 0.001$ ) and among tephritid species ( $F_{6, 6410} = 207.2$ ,  $P < 0.001$ ); the interaction between tephritid and fruit species was also significant ( $F_{76, 451} = 14.6$ ,  $P < 0.001$ ) (Additional file 3). On all fruits that supported larval survival, pupal weight was positively correlated with larval survival for *C. catovirii* ( $P < 0.001$ ), *C. capitata* ( $P < 0.001$ ), *C. rosa* ( $P = 0.0013$ ), and *B. zonata* ( $P < 0.001$ ), and was negatively correlated with developmental time for *C. catovirii* ( $P < 0.001$ ), *C. capitata* ( $P < 0.001$ ), *B. zonata* ( $P < 0.001$ ), and *Z. cucurbitae* ( $P = 0.022$ ) (Table 2; Additional file 4). Similar but statistically insignificant relationships were also observed for the other species.

#### Relationship between fruit nutrient composition and larval survival

CCA analysis showed that the first eigenvalue, which explained 74.33 % of the total variation, was overwhelmingly larger than the second one, which explained only 14.26 % of the total variation. Most of the common structure of the two data matrices is therefore contained in the first axis. Water, lipid, carbohydrate, and fibre explained 30.05 % of the variability in survival of larvae of the seven tephritid species reared on 22 fruit species. A Monte-Carlo test showed significant inertia projected for 1000 permutations ( $P_{\text{value}} = 0.028$ ).

CCA analysis (Fig. 3a) showed that all tested fruits fell into two distinct groups, with species in the Solanaceae (tomato, tree tomato, eggplant, and chili) and

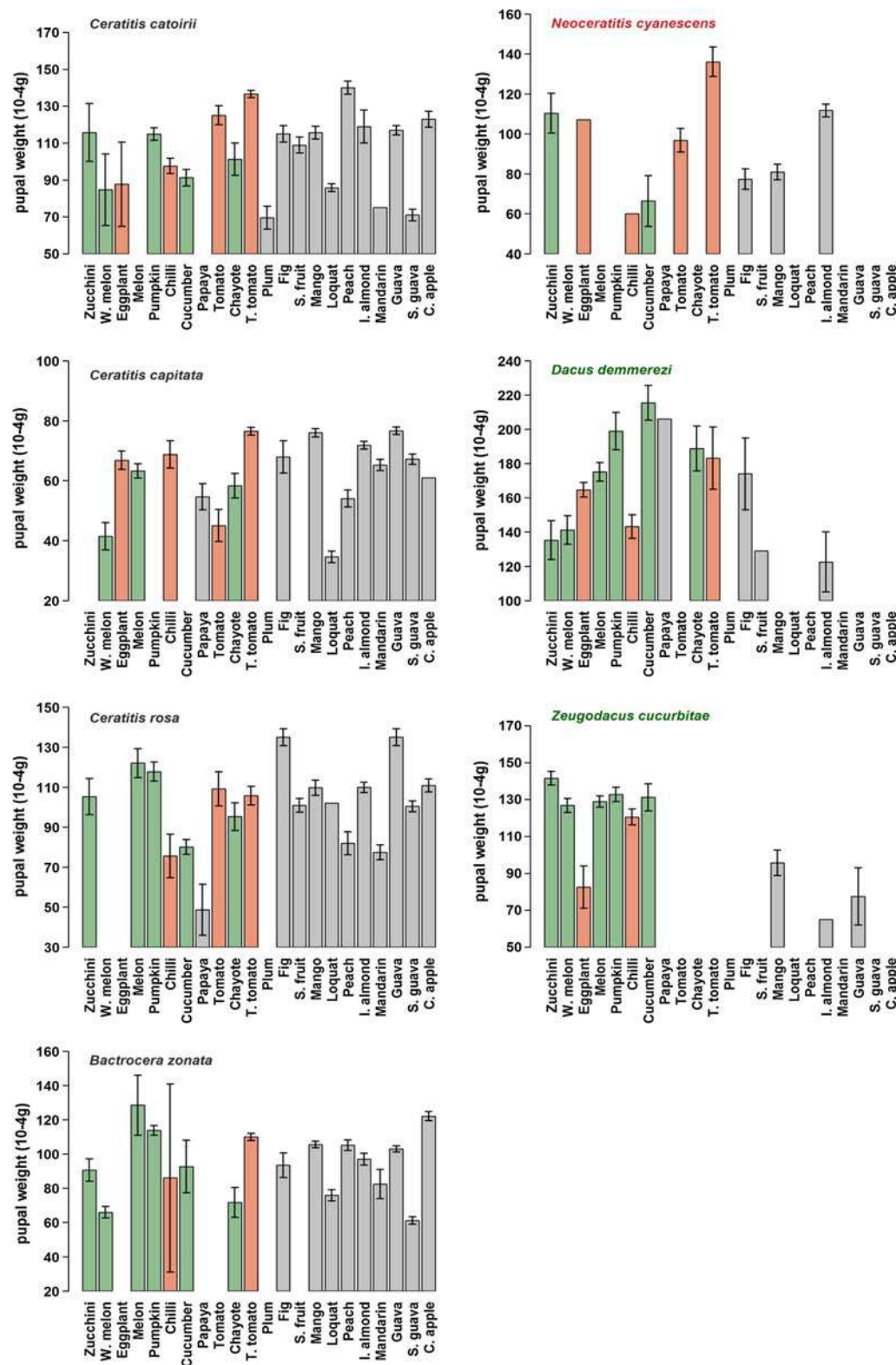
Cucurbitaceae (pumpkin, zucchini, cucumber, and water melon) in the first group, and the other species in the second group. Shorter arrows (like those for zucchini, melon, guava, mango, Indian almond, and strawberry guava) indicate a better concordance between fruit nutrient composition and survival of tephritid species larvae.

The direction of the vector for water concentration was opposite to the direction for the vectors for carbohydrate, fibre, and lipid concentration (Fig. 3b), which indicated a negative correlation between these components. The length of these vectors indicates the importance of the components in explaining the structure of the two data matrices; importance decreases with vector length. Vectors of larval survival of *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* (Fig. 3c) were pointed in the same direction as the vector for water and in the opposite direction as the vectors for carbohydrate, fibre, and lipid (Fig. 3b), indicating that survival of *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* larvae was positively correlated with the concentration of water in fruits and was negatively correlated with the concentration of carbohydrate, fibre, and lipid in fruits. Larval survival of *B. zonata*, *C. catovirii*, *C. capitata*, and *C. rosa* was positively correlated with the concentration of carbohydrate, fibre, and lipid in fruits and negatively correlated with the concentration of water in fruits. Larval survival of *N. cyaneoscens* depended slightly on the components represented by the first axis of the CCA analyses, and was positively correlated with concentration of water and lipid in host fruits.

#### Discussion

The present study aimed to evaluate the contribution of available host plants to the performance of tephritid larvae occurring in sympatry. We established that host identity had a marked influence on larval survival, developmental time, and pupal weight. In general, these three fitness traits were positively correlated with each other, i.e., larvae reared on fruits supporting high survival had high pupal weights and short developmental times. More specifically, pupal weight was positively correlated with larval survival for *B. zonata*, *C. catovirii*, *C. capitata*, and *C. rosa* and was negatively correlated with developmental time for *B. zonata*, *C. catovirii*, *C. capitata*, and *Z. cucurbitae*. Similar relationships between the three traits were also observed for *D. demmerezi* and *N. cyaneoscens* but at a non-significant level, probably because the statistical power was limited by the low number of host fruits that supported survival of these oligophagous species. Pupal weight has previously been shown to be positively correlated with female fecundity in several tephritids [37, 40, 49]. This absence of trade-offs between fitness components suggests that hosts differ in nutritional value for tephritid development [55]. Some fruits have sufficient





**Fig. 2** Pupal weight ( $10^{-4}g$ ) for the seven tephritid species reared on 22 host fruit species occurring in La Reunion. Values are mean  $\pm$  SE. Host fruits belonging to the Cucurbitaceae and Solanaceae are indicated by green and red, respectively. Host fruits are ordered by coordinate of the first axis of CCA analyses (see “Methods” section). Pupal weight scales among species were changed for better representation

**Table 2 Analyses by linear models of pupal weight as a function of larval survival and developmental time for seven Tephritidae species reared on 22 fruit species**

Tephritidae species	Effect	Residuals; Df	Estimate	F value	P value
<i>Ceratitis catovirii</i>	Survival	1; 393	6.71	86.06	<i>&lt;0.001</i>
	DT	1; 393	−2.49	290.38	<i>&lt;0.001</i>
<i>Ceratitis capitata</i>	Survival	1; 413	30.40	161.40	<i>&lt;0.001</i>
	DT	1; 413	−0.45	15.95	<i>&lt;0.001</i>
<i>Ceratitis rosa</i>	Survival	1; 288	22.91	10.43	<i>0.0013</i>
	DT	1; 288	−0.09	0.29	0.5880
<i>Bactrocera zonata</i>	Survival	1; 406	24.40	188.58	<i>&lt;0.001</i>
	DT	1; 406	−2.27	126.27	<i>&lt;0.001</i>
<i>Neoceratitis cyanescens</i>	Survival	1; 590	68.42	3.37	0.0714
	DT	1; 590	−0.51	0.99	0.3245
<i>Dacus demmerezi</i>	Survival	1; 141	−9.04	0.05	0.8152
	DT	1; 141	−0.15	0.03	0.8568
<i>Zeugodacus cucurbitae</i>	Survival	1; 193	5.59	2.35	0.1265
	DT	1; 193	−0.66	5.32	<i>0.0221</i>

DT developmental time, Survival larval survival

Significant effects ( $P < 0.05$ ) are indicated in italic

nutritional value to maximize all three of the measured performance traits. This is the case for guava, mango, and Indian almond, which supported relatively high survival (up to 60 %) and high pupal weights for the four polyphagous tephritids. In other geographical areas, these fruit species are the most utilized by the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies [56]. Interestingly, the host range measured in the laboratory for the oligophagous tephritids like *Z. cucurbitae* included fruit species that are not hosts in the field in La Réunion but are hosts in other areas. *Zeugodacus cucurbitae* has been reported to cause damage on mango fruit in Africa and on papaya fruit in India [57, 58], confirming that *Z. cucurbitae* may use these plants in other ecological contexts.

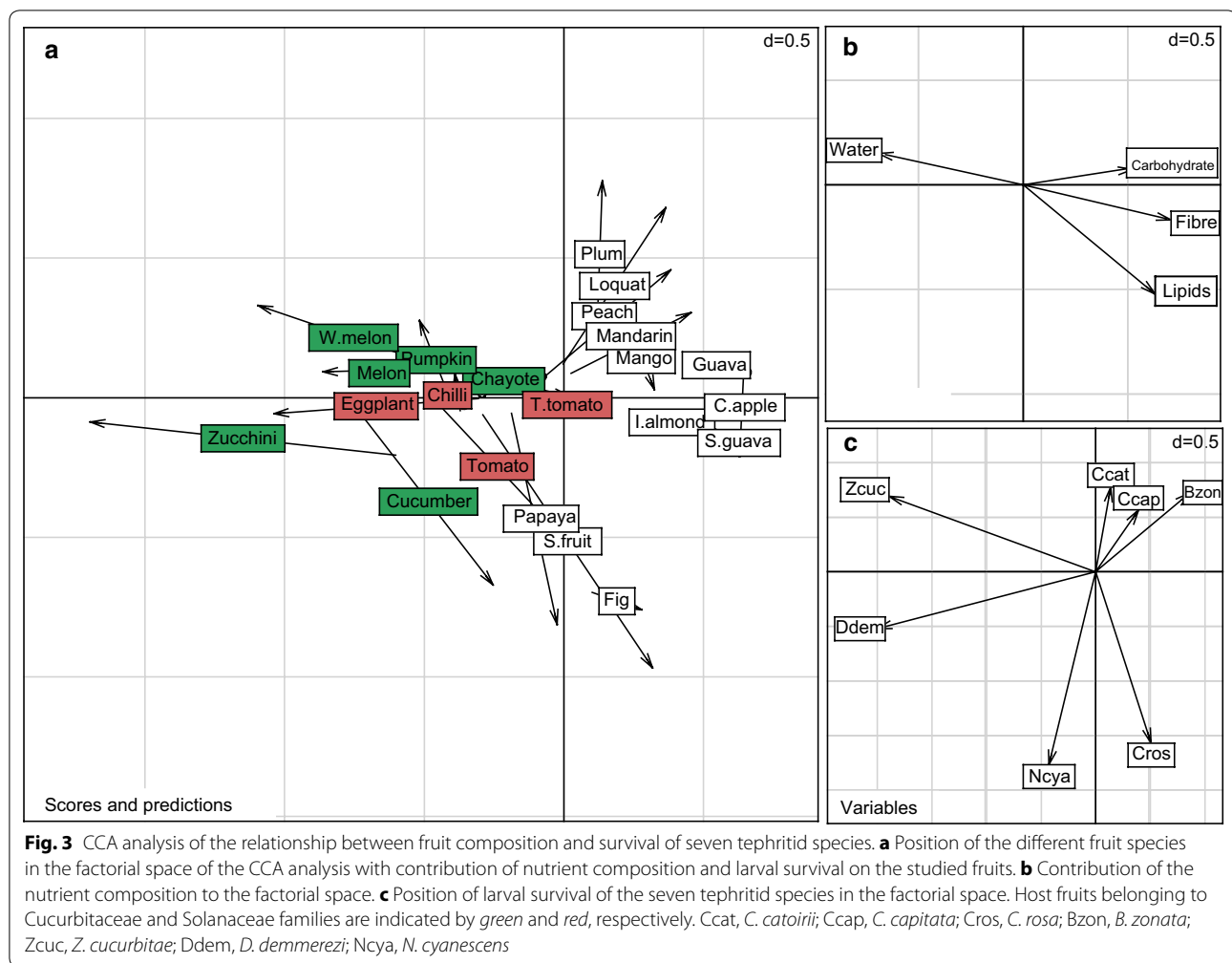
Larval performance measured in tephritid colonies reared in laboratory for several generations may represent an important limitation of this study. Reports of differences between laboratory reared and wild insect strains and populations have gained much attention because of the relevance of such changes in behaviour and life history traits of phytophagous insects [59–62]. However, female oviposition preferences are generally found to change more rapidly than larval performance that is considered more conservative. For example in the bruchid beetle, after 11 generations of natural and artificial selection, genetic changes occurred in the behavioural response to host change, but not in the physiological performance of larvae [63]. Our study has other important limitations. First, we did not assess

some potentially important components of specialisation. Female choice, for example, was not measured but can greatly affect fruit fly abundance [13] and represent an important factor that facilitates host-plant adaptation [64]. Second, while symbiotic bacteria in the insect gut can impact larval development and adult fitness [65], these effects were not measured in our study. Symbiotic bacteria assemblages play a major role in detoxification processes thus making plant tissues edible for phytophagous insects and promote adaptation between phytophagous insects and host plants [66, 67]. Finally, we did not assess interactions among fruit fly species. Intra- and interspecific competition among larvae of different species within fruits and between adult females for egg laying sites are potentially important factors affecting host plant use by phytophagous insects in the field [68, 69]. So additional research is needed to determine how the results of current study relate to community dynamics.

Multivariate analyses (CCA) indicated that the water, lipid, carbohydrate, and fibre content of fruits may explain 30 % of the variability in the larval performance of the seven tephritid species. Larval survival of the polyphagous species *B. zonata*, *C. catovirii*, *C. capitata*, and *C. rosa* was positively correlated with carbohydrate, lipid, and fibre contents and negatively correlated with water content. In contrast, larval survival of the two species *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* associated with cucurbit hosts was positively correlated with water content and negatively correlated with carbohydrate and lipid content. Larval survival of *N. cyanescens*, which was the one species associated with Solanaceae fruits, was positively correlated with water and lipid contents.

Carbohydrates were previously identified as potentially important determinants of fruit nutritive value for tephritid larvae. Zucoloto [70], and Fernandes Da Silva and Zucoloto [43] showed that larvae of *C. capitata* moved to the part of the fruit containing the highest quantities of carbohydrate. These and current results are consistent with those reported for *C. capitata* [44], Acrididae [71], Drophila [72], and Noctuidae [73].

Behmer [74] suggested that the larvae of some phytophagous insect species prefer high-carbohydrate diets whereas others prefer high-protein diets. Our results suggest that polyphagous tephritids differ from oligophagous tephritids in terms of nutrient requirements. The performance of polyphagous species was strongly associated with carbohydrate, lipid, and fibre contents and was not associated with protein content. This contradicts previous experimental findings that decreases in protein quantity and quality reduced larval development and survival for *C. capitata* [44]. An explanation may be that the protein concentration of host fruit is generally low and invariant among fruits, whereas carbohydrate



concentration in fruits is higher and more variable [75]. Carbohydrate concentration but not protein content was retained in our canonical correspondence analysis. In contrast to polyphagous species, the oligophagous tephritids *D. demmerezi* and *Z. cucurbitae* performed better on fruits with high water content than on fruits with high carbohydrate, fibre, and lipid contents. The results of this study are consistent with the hypothesis that polyphagous and oligophagous insects differ in their nutritional requirements [76]. Because pulpy fruits have less structural diversity than stems, leaves, or inflorescences, fruit-feeding tephritids have better prospects to evolve wide host ranges than those tephritids that feed on other plant parts [77].

In the current study, we used those nutrients whose contents in all 22 of the studied fruits were available in published data bases. It follows that some chemical compounds were not included. While nutritional quality of fruit pulp of the plant greatly influences larval performance, host specialisation often cannot be predicted

solely by classical nutritional measures. It is also affected by defensive chemicals (secondary metabolites and volatile compounds) and plant physical characteristics (fruit and peel texture) [13, 78, 79]. Plant secondary metabolites are commonly thought to directly or indirectly deter the fecundity or the oviposition of phytophagous insects by being toxic or by reducing nutrient assimilation [25]. Erbout et al. [80] found that larvae of the polyphagous tephritid *C. fasciventris* did not survive in fruits containing high alkaloid concentrations. Among insect herbivores, oligophagous species are less affected than polyphagous species by defensive chemicals in the tissues that they typically consume [81]. This is well illustrated by *N. cyanescens*, which is the only tephritid in La Réunion Island able to survive on the fruits of most species belonging to the Solanaceae; such fruits often contain toxic compounds [49]. Volatile compounds of the fruit peel may determine the attractivity or non-attractivity of host plants to Tephritidae, and thus enable flies to discriminate between host and non-host plants [13, 82].

Hardness of the pericarp/peel determine the ability of the female to ovipositor [79, 83]. While physical and chemical properties of the peel may also affect larval survival, this was not taken into account in our study. For example early instar larvae may suffer from heavy mortality as a consequence of flavedo essential oils and gum secretion in *Citrus* [84–86], of the formation of hardened calluses around egg cavities and of peel mechanical resistance that prevent larvae to reach the fruit pulp [84].

## Conclusions

Our results suggest that nutrient composition at least partly explains the suitability of host fruits for larvae of the seven tephritids in La Réunion Island. From an applied perspective, information on the performance of phytophagous larvae on potential hosts is essential for predicting future host range expansion, population size, and plant damage [32, 87]. Future studies should also investigate female preference to increase our understanding of the factors driving tephritid host range.

## Additional files

**Additional file 1.** Nutrient contents obtained from the literature for 22 fruit species (g or mg per 100 g of pulp).

**Additional file 2.** CCA analysis of the relationship between fruit composition and survival of the larvae of seven tephritid species. (a) Position of the fruit species in the factorial space of CCA analyses with contribution of nutrient composition and larval survival on the studied fruits. (b) Contribution of the nutrient composition to the factorial space. (c) Position of larval survival of the seven tephritid species in the factorial space. Host fruits belonging to the Cucurbitaceae and Solanaceae families are in green and red, respectively. Ccat: *C. catolirii*, Ccap: *C. capitata*, Cros: *C. rosa*, Bzon: *B. zonata*, Zcuc: *Z. cucurbitae*, Ddem: *D. demmerezi*, Ncya: *N. cyanescens*.

**Additional file 3.** Duration (days) of the larval stage of seven tephritid species reared on 22 different host fruits occurring in La Reunion. Values are means  $\pm$  SE. Host fruits belonging to the Cucurbitaceae and Solanaceae families are in green and red, respectively. Host fruits are ordered by coordinate of the first axis of the CCA analyses (see “Methods” section).

**Additional file 4.** Relationship between pupal weight ( $10^{-4}$  g) and larval duration (days) for seven tephritid species reared on 22 different host fruits. Determination coefficients ( $R^2$ ) and regression lines are given when relationships are significant ( $P < 0.05$ ).

## Abbreviations

USDA: United States Department of Agriculture; ANSES: French Agency for Food, Environmental and Occupational Health Safety; CCA: canonical correspondence analysis; ANOVA: analysis of variance; GLM: general linear model.

## Authors' contributions

PFD, SQ, BC and AH conceived and designed the experiments. AH performed the experiments. AH, FC, BF, VR and PFD analyzed the data. AH, BF, VR and PFD wrote the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

## Author details

<sup>1</sup> CIRAD, UMR PVBMT, 97410 Saint Pierre, France. <sup>2</sup> Institut Supérieur Agronomique de Chott-Mariem, Laboratoire d'Entomologie et de Lutte Biologique, Université de Sousse, 4042 Sousse, Tunisia. <sup>3</sup> UMR « Centre de Biologie pour la Gestion des Populations », INRA-SPE, 755 avenue du Campus, Agropolis, CS 30016, 34988 Montpellier sur Lez, Cedex, France. <sup>4</sup> UMR « Peuplements

Végétaux et Bio-agresseurs en Milieu Tropical », CIRAD Pôle de Protection des Plantes, 7 chemin de l'Irat, 97410 Saint Pierre, La Réunion, France.

## Acknowledgements

We thank Jim Payet and Serge Glénac for their assistance in rearing larvae and in finding the different fruit species. We are grateful to Agathe Allibert for her help with statistical analyses, B. Jaffee for revising the English, and two anonymous reviewers for their comments on the manuscript. This work was funded by the European Union: European regional development fund (ERDF), by the Conseil Régional de la Réunion and by the Centre de coopération Internationale en Recherche Agronomique pour le Développement (CIRAD). Abir Hafsi PhD scholarship and travel funds were provided from the Ministère de l'Enseignement supérieur et de recherche scientifique de la Tunisie. The authors greatly acknowledge the Plant Protection Platform (3P, IBISA). Special thanks to Serge Quilici, who initiated this study and who died on 1 March 2015.

## Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

## Availability of supporting data

The data sets supporting the results of this article are included within the article and its additional files.

Received: 22 April 2016 Accepted: 9 September 2016

Published online: 20 September 2016

## References

1. Jaenike J. Host specialization in phytophagous insects. *Annu Rev Ecol Syst.* 1990;21:243–73.
2. Jermy T. Evolution of insect-host plant relationships. *Am Nat.* 1984;124(5):609–30.
3. Futuyma DJ, Moreno G. The evolution of ecological specialization. *Annu Rev Ecol Syst.* 1988;19:207–33.
4. Schoonhoven LM, Jermy T, van Loon JJA. *Insect-plant biology: from physiology to evolution.* London: Chapman & Hall; 1998.
5. Abrams PA. Adaptive change in the resource-exploitation traits of a generalist consumer: the evolution and coexistence of generalists and specialists. *Evolution.* 2006;60(3):427–39.
6. Gripenberg S, Mayhew PJ, Parnell M, Roslin T. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecol Lett.* 2010;13(3):383–93.
7. Ravnigné V, Dieckmann U, Olivieri I. Live where you thrive: joint evolution of habitat choice and local adaptation facilitates specialization and promotes diversity. *Am Nat.* 2009;174(4):141–69.
8. Craig TP, Itami JK. Evolution of preference and performance relationships. In: Tilmon KJ, editor. *Specialization, speciation, and radiation The evolutionary biology of herbivorous insects.* London: University of California Press; 2008. p. 20–8.
9. Keeler MS, Chew FS. Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host. *Oecologia.* 2008;156(3):559–68.
10. Wiklund C. Host plant suitability and the mechanism of host selection in larvae of *Papilio machaon*. *Entomol Exp Appl.* 1973;16(2):232–42.
11. Thompson JN. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol Exp Appl.* 1988;47(1):3–14.
12. Balagawi S, Drew RA, Clarke AR. Simultaneous tests of the preference-performance and phylogenetic conservatism hypotheses: is either theory useful? *Arth Plant Int.* 2013;7(3):299–313.
13. Fitt GP. The roles of adult and larval specialisations in limiting the occurrence of five species of *Dacus* (Diptera: Tephritidae) in cultivated fruits. *Oecologia.* 1986;69(1):101–9.
14. Cunningham J. Can mechanism help explain insect host choice? *J Evol Biol.* 2012;25(2):244–51.
15. Mayhew PJ. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. *Oikos.* 1997;79(3):417–28.

16. Price PW. Patterns in the population dynamics of insect herbivores. In: Leather SR, Watt AD, Mills NJ, Walters KFA, editors. *Individuals, populations and patterns in ecology*. Andover: Intercept; 1994. p. 109–17.
17. Futuyma DJ, Keese MC. Evolution and coevolution of plants and phytophagous arthropods. In: Gerald AR, May RB, editors. *Herbivores their interaction with secondary plant metabolites ecological and evolutionary processes*. II ed. London: Academic Press Limited; 1992. p. 437–65.
18. Kuussaari M, Singer M, Hanski I. Local specialization and landscape-level influence on host use in an herbivorous insect. *Ecology*. 2000;81(8):2177–87.
19. Fahrig L, Paloheimo J. Effect of spatial arrangement of habitat patches on local population size. *Ecology*. 1988;69(2):468–75.
20. Friberg M, Wiklund C. Host plant preference and performance of the sibling species of butterflies *Leptidea sinapis* and *Leptidea reali*: a test of the trade-off hypothesis for food specialisation. *Oecologia*. 2009;159(1):127–37.
21. Murphy SM. The effect of host plant on larval survivorship of the Alaskan swallowtail butterfly (*Papilio machaon alaska*). *Entomol Exp Appl*. 2007;122(2):109–15.
22. Scriber JM, Feeny P. Growth of herbivorous caterpillars in relation to feeding specialization and to the growth form of their food plants. *Ecology*. 1979;60(4):829–50.
23. Cornell HV, Hawkins BA. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory. *Am Nat*. 2003;161(4):507–22.
24. Mithöfer A, Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects. *Annu Rev Plant Biol*. 2012;63:431–50.
25. Awmack CS, Leather SR. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annu Rev Entomol*. 2002;47:817–44.
26. Chapman R. Foraging and food choice in phytophagous insects. In: Hardege JD, editor. *Chemical ecology*. Oxford: Eolss Publishers; 2009. p. 99–141.
27. Chapman R. The chemical inhibition of feeding by phytophagous insects: a review. *Bull Entomol Res*. 1974;64(03):339–63.
28. Howe GA, Jander G. Plant immunity to insect herbivores. *Annu Rev Plant Biol*. 2008;59:41–66.
29. Schoonhoven L, Meeran J. Metabolic cost of changes in diet and neutralization of allelochemicals. *Entomol Exp Appl*. 1978;24(3):689–93.
30. Aluja M, Mangan RL. Fruit fly (Diptera: Tephritidae) host status determination: Critical conceptual, methodological, and regulatory considerations. *Annu Rev Entomol*. 2008;53:473–502.
31. Bernays E, Chapman R. Host-plant selection by phytophagous insects. In: Bernays E, Chapman R, editors. *Behavior: the process of host-plant selection*, vol. 2. New York: Springer; 1994. p. 95–165.
32. Scriber J, Slansky JF. The nutritional ecology of immature insects. *Annu Rev Entomol*. 1981;26(1):183–211.
33. Koerner SE, Burkepile DE, Fynn RW, Burns CE, Eby S, Govender N, Hagenah N, Matchett KJ, Thompson DI, Wilcox KR. Plant community response to loss of large herbivores differs between North American and South African savanna grasslands. *Ecology*. 2014;95(4):808–16.
34. Ritchie M, Olff H. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. In: Olff H, Brown VK, Drent RH, editors. *Herbivores: between plants and predators*. Oxford: Blackwell science; 1999. p. 175–204.
35. White IM, Elson-Harris MM. *Fruit flies of economic significance: their identification and bionomics*. Wallingford: CAB International; 1992.
36. Quilici S, Jeuffrault E. *Plantes-hôtes des mouches des fruits*: Maurice, Réunion, Seychelles. La Réunion: Graphica Saint-André; 2001.
37. Duyck PF, David P, Pavoiné S, Quilici S. Can host-range allow niche differentiation of invasive polyphagous fruit flies (Diptera: Tephritidae) in La Réunion? *Ecol Entomol*. 2008;33(4):439–52.
38. Ekesi S, Nderitu PW, Chang CL. Adaptation to and small-scale rearing of invasive fruit fly *Bactrocera invadens* (Diptera: Tephritidae) on artificial diet. *Ann Entomol Soc Am*. 2007;100(4):562–7.
39. Ekesi S, Mohamed SA, Chang CL. A liquid larval diet for rearing *Bactrocera invadens* and *Ceratitis fasciventris* (Diptera: Tephritidae). *Int J Trop Insect Sci*. 2014;34(5):590–8.
40. Krainacker D, Carey J, Vargas R. Effect of larval host on life history traits of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Oecologia*. 1987;73(4):583–90.
41. Vargas R, Mitchell S, Hsu C-L, Walsh WA. Laboratory evaluation of diets of processed corn cob, torula yeast, and wheat germ on four developmental stages of Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J Econ Entomol*. 1994;87(1):91–5.
42. Kaspi R, Mossinson S, Drezner T, Kamensky B, Yuval B. Effects of larval diet on development rates and reproductive maturation of male and female Mediterranean fruit flies. *Physiol Entomol*. 2002;27(1):29–38.
43. Fernandes Da Silva PG, Zucoloto FS. The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *J Insect Physiol*. 1993;39(10):883–7.
44. Nash WJ, Chapman T. Effect of dietary components on larval life history characteristics in the medfly (*Ceratitis capitata*: Diptera, Tephritidae). *PLoS ONE*. 2014;9(1):1–9.
45. Duyck PF, Quilici S. Survival and development of different life stages of three *Ceratitis* spp. (Diptera: Tephritidae) reared at five constant temperatures. *Bull Entomol Res*. 2002;92(06):461–9.
46. Duyck PF, David P, Quilici S. A review of relationships between interspecific competition and invasions in fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ecol Entomol*. 2004;29(5):511–20.
47. Brévault T, Quilici S. Relationships between temperature, development and survival of different life stages of the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Entomol Exp Appl*. 2000;94(1):25–30.
48. Vayssières JF, Carel Y, Coubes M, Duyck PF. Development of immature stages and comparative demography of two cucurbit-attacking fruit flies in Reunion Island: *Bactrocera cucurbitae* and *Dacus ciliatus* (Diptera Tephritidae). *Environ Entomol*. 2008;37(2):307–14.
49. Brévault T, Duyck PF, Quilici S. Life-history strategy in an oligophagous tephritid: the tomato fruit fly, *Neoceratitis cyanescens*. *Ecol Entomol*. 2008;33(4):529–36.
50. Krainacker D, Carey J, Vargas R. Size-specific survival and fecundity for laboratory strains of two tephritid (Diptera: Tephritidae) species: implications for mass rearing. *J Econ Entomol*. 1989;82(1):104–8.
51. R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing. Vienna: R foundation for statistical computing; 2008.
52. Ter Braak CJ. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*. 1986;67(5):1167–79.
53. Dray S, Dufour A-B. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J Stat Softw*. 2007;22(4):1–20.
54. Rubinstein RY, Kroese DP. *Simulation and the Monte Carlo method*, vol. 707. New York: Wiley; 2011.
55. Stearns SC. *The evolution of life histories*, vol. 249. Oxford: Oxford University Press; 1992.
56. Clarke AR, Armstrong KF, Carmichael AE, Milne JR, Raghu S, Roderick GK, Yeates DK. Invasive phytophagous pests arising through a recent tropical evolutionary radiation: the *Bactrocera dorsalis* complex of fruit flies. *Annu Rev Entomol*. 2005;50:293–319.
57. Vayssières JF, Rey JY, Traoré L. Distribution and host plants of *Bactrocera cucurbitae* in West and Central Africa. *Fruits*. 2007;62(6):391–6.
58. Kapoor V, Agarwal M, Cavalloro R. Fruit flies and their increasing host plants in India. In: *Proceedings of the CEC/IOBC international symposium on fruit flies of economic importance*, Athens, Greece. Rotterdam: AA Balkema, Published; 1982. p. 252–7.
59. Vargas RI, Carey JR. Comparison of demographic parameters for wild and laboratory-adapted Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann Entomol Soc Am*. 1989;82(1):55–9.
60. Gent H. Adaptation process of wild population of olive fruit fly (*Bactrocera Oleae* (Rossi) (Diptera: Tephritidae)) into the laboratory. In: *International conference on biological, civil and environmental engineering (BCEE-2014)*. Dubai (UAE). Published; 2014.
61. Vaníčková L, do Nascimento RR, Hoskovec M, Ježková Z, Břizová R, Tomčala A, Kalinová B. Are the wild and laboratory insect populations different in semiochemical emission? The case of the medfly sex pheromone. *J Agric Food Chem*. 2012;60(29):7168–76.
62. Richerson JV, Cameron EA. Differences in pheromone release and sexual behavior between laboratory-reared and wild gypsy moth adults. *Environ Entomol*. 1974;3(3):475–81.
63. Wasserman SS, Futuyma DJ. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* Fabricius (Coleoptera: Bruchidae). *Evolution*. 1981;35(4):605–17.



64. West-Eberhard MJ. Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annu Rev Ecol Syst.* 1989;20:249–78.
65. Augustinos AA, Kyritsis GA, Papadopoulos NT, Abd-Alla AM, Cáceres C, Bourtzis K. Exploitation of the medfly gut microbiota for the enhancement of sterile insect technique: use of *Enterobacter* sp. in larval diet-based probiotic applications. *PloS ONE.* 2015;10(9):e0136459.
66. Tsuchida T, Koga R, Fukatsu T. Host plant specialization governed by facultative symbiont. *Science.* 2004;303(5666):1989.
67. Frago E, Dicke M, Godfray HCJ. Insect symbionts as hidden players in insect—plant interactions. *Trends Ecol Evol.* 2012;27(12):705–11.
68. Feder JL, Reynolds K, Go W, Wang EC. Intra-and interspecific competition and host race formation in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae). *Oecologia.* 1995;101(4):416–25.
69. Duyck PF, David P, Junod G, Brunel C, Dupont R, Quilici S. Importance of competition mechanisms in successive invasions by polyphagous tephritids in La Réunion. *Ecology.* 2006;87(7):1770–80.
70. Zucoloto FS. Feeding habits of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): can larvae recognize a nutritionally effective diet? *J Insect Physiol.* 1987;33(5):349–53.
71. Joern A, Behmer ST. Importance of dietary nitrogen and carbohydrates to survival, growth, and reproduction in adults of the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). *Oecologia.* 1997;112(2):201–8.
72. Lee KP, Simpson SJ, Clissold FJ, Brooks R, Ballard JW, Taylor PW, Soran N, Raubenheimer D. Lifespan and reproduction in *Drosophila*: new insights from nutritional geometry. *PNAS.* 2008;105(7):2498–503.
73. Roeder KA, Behmer ST, Davidowitz G. Lifetime consequences of food protein-carbohydrate content for an insect herbivore. *Funct Ecol.* 2014;28(5):1135–43.
74. Behmer ST. Insect herbivore nutrient regulation. *Annu Rev Entomol.* 2009;54:165–87.
75. Finglas P, Roe M, Pinchen H, Berry R, Church S, Dodha S, Farron Wilson M, Swan G. McCance and Widdowson's the composition of foods. Cambridge: Royal Society of Chemistry; 2015.
76. Raubenheimer D, Simpson S. Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *J Exp Biol.* 2003;206(10):1669–81.
77. Zwölfer H, Cavalloro R. Life systems and strategies of resource exploitation in tephritids. In: Proceedings of the CEC/IOBC international symposium on fruit flies of economic importance, Athens, Greece, 16–19 November 1982. Rotterdam: AA Balkema, Published; 1983. p. 16–30.
78. Renwick JAA. Variable diets and changing taste in plant–insect relationships. *J Chem Ecol.* 2001;27(6):1063–76.
79. Bateman M. The ecology of fruit flies. *Annu Rev Entomol.* 1972;17(1):493–518.
80. Erbout N, De Meyer M, Vangestel C, Lens L. Host plant toxicity affects developmental rates in a polyphagous fruit fly: experimental evidence. *Biol J Linn Soc.* 2009;97(4):728–37.
81. Ali JG, Agrawal AA. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends Plant Sci.* 2012;17(5):293–302.
82. Balagawi S, Vijayasegaran S, Drew RA, Raghu S. Influence of fruit traits on oviposition preference and offspring performance of *Bactrocera tryoni* (Froggatt) (Diptera: tephritidae) on three tomato (*Lycopersicon lycopersicum*) cultivars. *Aust J Entomol.* 2005;44(2):97–103.
83. Díaz-Fleischer F, Aluja M. Clutch size in frugivorous insects as a function of host firmness: the case of the tephritid fly *Anastrepha ludens*. *Ecol Entomol.* 2003;28(3):268–77.
84. Greany P, Styer S, Davis P, Shaw P, Chambers D. Biochemical resistance of citrus to fruit flies. Demonstration and elucidation of resistance to the Caribbean fruit fly *Anastrepha suspensa*. *Entomol Exp Appl.* 1983;34(1):40–50.
85. Papachristos DP, Papadopoulos NT, Nanos GD. Survival and development of immature stages of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in citrus fruit. *J Econ Entomol.* 2008;101(3):866–72.
86. Papachristos DP, Papadopoulos NT. Are citrus species favorable hosts for the Mediterranean fruit fly? A demographic perspective. *Entomol Exp Appl.* 2009;132(1):1–12.
87. Smirle M. Larval performance of two leafroller species on known and potential hosts. *Entomol Exp Appl.* 1993;67(3):223–31.

Submit your next manuscript to BioMed Central and we will help you at every step:

- We accept pre-submission inquiries
- Our selector tool helps you to find the most relevant journal
- We provide round the clock customer support
- Convenient online submission
- Thorough peer review
- Inclusion in PubMed and all major indexing services
- Maximum visibility for your research

Submit your manuscript at  
[www.biomedcentral.com/submit](http://www.biomedcentral.com/submit)



## **Additional files**

## Additional file 1

**Table 1.** Nutrient contents obtained from the literature for 22 fruit species (g or mg per 100 g of pulp).

Fruit	Nutrients												References
	Water	Protein	Glucide	Fat	Fiber	Na	Mg	P	K	Ca	Iron	Vitamin C	
	(g)	(g)	(g)	(g)	(g)	(mg)	(mg)	(mg)	(mg)	(mg)	(mg)	(mg)	
Eggplant	92.47	5.88	1.19	0.24	2.15	2.50	14.83	14	216	14	0.23	7.10	[1-4]
Indian almond	60.83	1.42	1.94	1.11	3.10	1.95	1.26	3	23	1	0.73	0.37	[5-9]
Loquat	86.80	12.07	0.45	0.23	1.61	1.50	13.67	25	244	13	0.25	2.27	[4, 10-15]
Carambola	91.01	5.21	0.83	0.31	2.29	2.60	10.62	14	150	5	0.26	30.13	[4, 15-19]

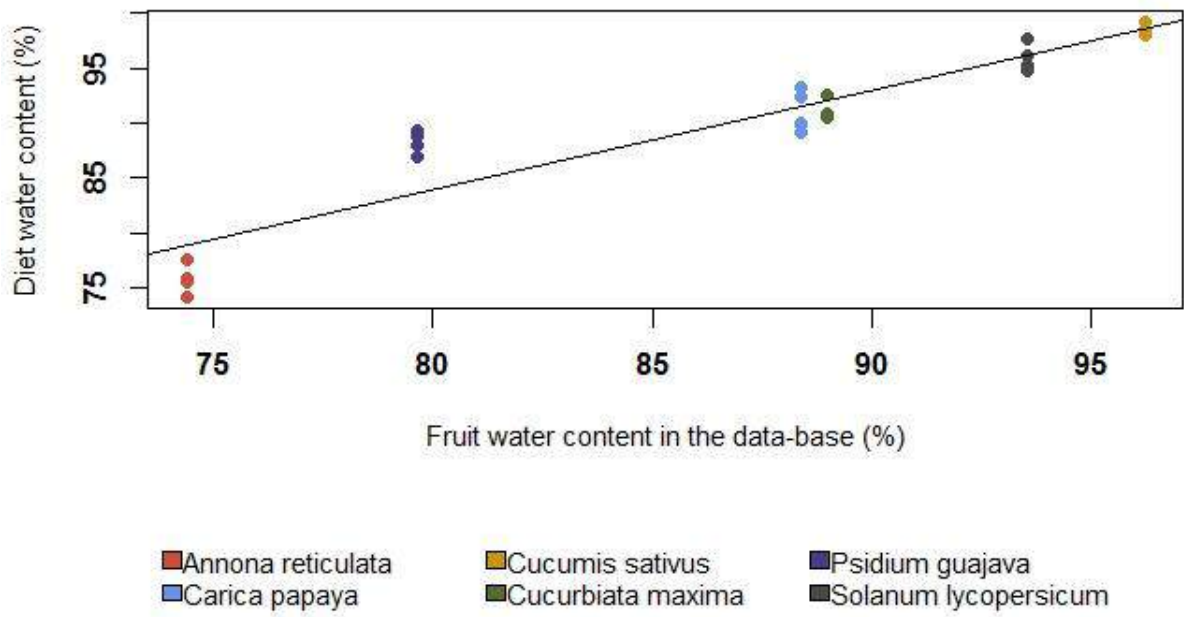




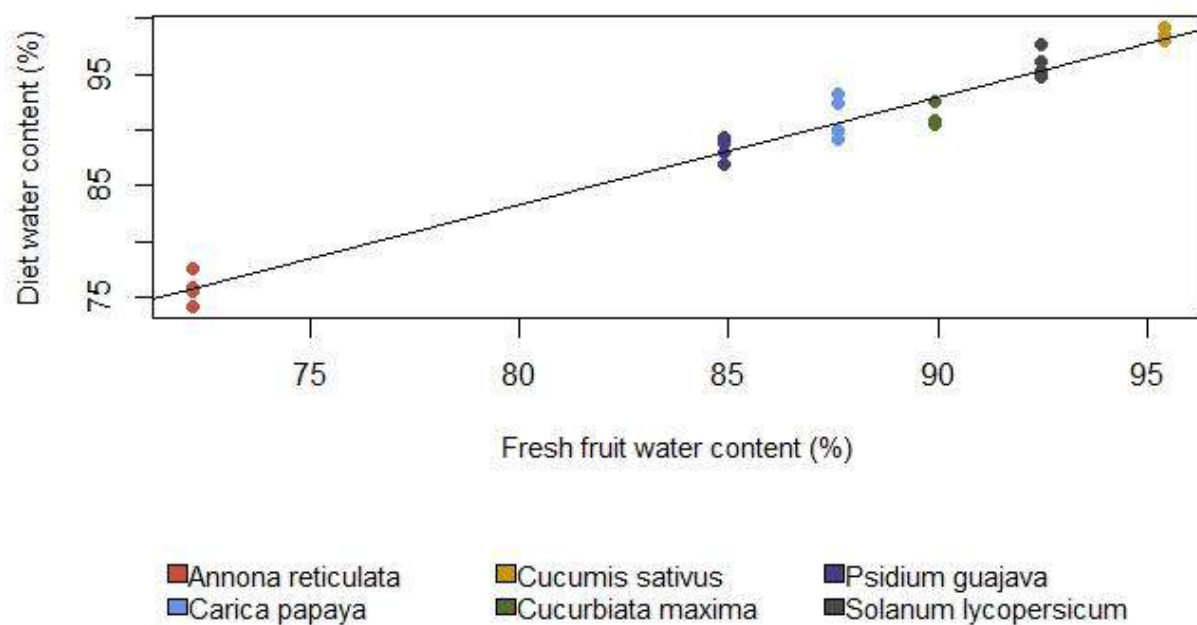
Mango	80.30	13.89	0.97	0.28	1.39	2.11	19.37	15	218	16	0.65	36.70	[4, 42-46]
Melon	91.08	6.32	0.98	0.16	0.77	18.31	14.70	11	269	11	0.34	24.26	[4, 15, 47, 48]
Papaya	88.39	8.98	0.58	0.31	1.60	5.56	21.78	13	211	23	0.37	55.93	[4, 15, 49-51]
Water melon	91.64	7.48	0.60	0.13	0.40	0.76	10.87	11	134	5	0.28	8.27	[4, 15, 52]
Peach	88.17	10.02	0.74	0.26	1.83	0.80	11.77	20	215	13	0.71	13.40	[4, 15, 53-55]
Chilli	90.95	4.97	1.38	0.29	1.60	6.00	16.50	32	249	12	0.34	112.05	[4, 56, 57]
Plum	82.82	10.50	0.76	0.28	1.90	1.03	7.17	21	216	5	0.31	7.45	[15, 58, 59]
Mandarin	85.89	11.96	0.81	0.27	1.77	3.45	12.13	22	162	33	0.77	24.03	[15, 60, 61]

Tomato	93.52	4.48	0.87	0.19	1.23	6.43	12.84	26	197	10	0.47	18.05	[4, 15, 62-65]
Tree tomato	88.53	6.90	1.07	0.36	3.30	1.44	20.60	39	321	11	1.21	29.80	[4, 15, 66-68]

---



**Figure 1.** Relationship between diet water content and water content taken from database source for six fruit species ( $R^2 = 0.87$ ;  $df_{1, 28} = 191$ ;  $P < 0.001$ ;  $Y = 0.90X + 12.13$ )



**Figure 2.** Relationship between diet water content and fresh fruit water content for six fruit species ( $R^2 = 0.97$ ;  $df_{1,28} = 837.90$ ;  $P < 0.001$ ;  $Y = 0.96 X + 6.28$ )

## References

1. Chen N, Li H. Cultivation and breeding of eggplant. In: *Training Workshop on Vegetable Cultivation and Seed Production: 1996*. Published.
2. Salunkhe DK, Kadam S. Handbook of vegetable science and technology: Production, compostion, storage, and processing. New York, USA: CRC press. 1998.
3. Sultana S, Iqbal A, Islam M. Preservation of carrot, green chilli and brinjal by fermentation and pickling. *Int Food Res J*. 2014; 21(6):2405-2412.
4. USDA. United States Department of Agriculture Agricultural Research Service: National Nutrient Database for Standard Reference. In.; 2015.
5. Oduro I, Larbie C, Amoako T, Antwi Boasiako A. Proximate composition and basic phytochemical assessment of two common varieties of *Terminalia catappa* (Indian Almond). *J Sci Technol (Ghana)*. 2009; 29(2):1-6.
6. Marques MR, Paz DD, Batista LPR, Barbosa CDO, Araújo MAM, Moreira Araújo RSDR. An in vitro analysis of the total phenolic content, antioxidant power, physical, physicochemical, and chemical composition of *Terminalia Catappa* Linn fruits. *Food Sci Technol (Campinas)*. 2012; 32(1):209-213.
7. Udotong JI, Bassey MI. Evaluation of the chemical composition, nutritive value and antinutrients of *Terminalia catappa* L. Fruit (Tropical Almond). *Int J En Tech Res*. 2015; 3:2454-4698.
8. Nwosu F, Dosumu O, Okocha J. The potential of *Terminalia catappa* (Almond) and *Hyphaene thebaica* (Dum palm) fruits as raw materials for livestock feed. *Afr J Biotechnol*. 2008; 7(24):4576-4580.
9. Dikshit M, Samudrasok RK. Nutritional evaluation of outer fleshy coat of *Terminalia catappa* fruit in two varieties. *Int J Food Sci Nutr*. 2011; 62(1):47-51.
10. Xu HX, Chen JW. Commercial quality, major bioactive compound content and antioxidant capacity of 12 cultivars of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruits. *J Sci Food Agric*. 2011; 91(6):1057-1063.
11. Abozeid WM, Nadir A. Physicochemical and organoleptic characteristics of loquat fruit and its processing. *Nat Sci*. 2012; 10:108-113.
12. Hasegawa PN, Faria AFd, Mercadante AZ, Chagas EA, Pio R, Lajolo FM, Cordenunsi BR, Purgatto E. Chemical composition of five loquat cultivars planted in Brazil. *Food Sci Technol (Campinas)*. 2010; 30(2):552-559.
13. Vela JC, Marchart SS, Lucas IG, Martínez RB. A correlation study of loquat (*Eriobotrya japonica* cv. Algerie) fruit quality parameters: Flesh firmness and purple spotting. In: *First International Symposium on Loquat: 2002; Valencia, Spain*. Published 187-190.
14. Gariglio N, Agusti M. Effect of fruit thinning on the mineral composition of loquat (*Eriobotrya japonica* Lindl.) fruit and its connection with purple spot. *Span J Agric Res*. 2005; 3(4):439-445.
15. ANSES. Agence nationale de sécurité sanitaire de l'alimentation, de l'environnement et du travail :Table ciqua, <https://pro.anses.fr/tableciqua/index.htm>. In.; 2015.

16. Narain N, Bora P, Holschuh H, Vasconcelos MDS. Physical and chemical composition of carambola fruit (*Averrhoa carambola* L.) at three stages of maturity. *CYTA J Food*. 2001; 3(3):144-148.
17. Bhasker B, Shantaram M. Morphological and biochemical characteristics of *Averrhoa* fruits. *J Pharm Chem Biol Sci*. 2013; 3(3):924-928.
18. Soumya SL, Nair BR. Change in the biochemical profiles of fruits of two species of averrhoa during development. *Int J Pharm Pharm Sci*. 2014; 6(4):572-577.
19. Patil AG, Patil DA, Phatak AV, Chandra N. Physical and chemical characteristics of carambola (*Averrhoa carambola* L.) fruit at three stages of maturity. *Int J Appl Biol Pharm*. 2010; 1(2):624-629.
20. Saade RL. Promoting the conservation and use of under utilized and neglected crops: Chayote *Sechium edule* (Jacq.) Sw, vol. 8. Rome, Italy: International plant genetic resources institute. 1996.
21. Zinsou C, Sobesky O, Clairon M, Constant C. Composition minérale et glucidique du fruit de christophine ou chayote, *Sechium edule* Sw., au cours du grossissement du fruit. *Agronomie*. 1983; 3(6):529-536.
22. Muntean E, Muntean N, Duda MM. *Cucurbita maxima* Duch. as medicinal plant. *Hop and Medicinal Plants*. 2014; 21(1-2):75-80.
23. Jacobo-Valenzuela N, de Jesus Zazueta-Morales J, Gallegos-Infante JA, Aguilar-Gutierrez F, Camacho-Hernandez IL, Rocha-Guzman NE, Gonzelez-Laredo RF. Chemical and physicochemical characterization of winter squash (*Cucurbita moschata* D.). *Not Bot Horti Agrobot Cluj Napoca*. 2011; 39(1):34-40.
24. Kim MY, Kim EJ, Kim YN, Choi C, Lee BH. Comparison of the chemical compositions and nutritive values of various pumpkin (Cucurbitaceae) species and parts. *Nutr Res Pract*. 2012; 6(1):21-27.
25. Nwofia GE, Nwogu NV, Nwofia BK. Nutritional variation in fruits and seeds of pumpkins (*Cucurbita Spp*) accessions from Nigeria. *Pak J Nutr*. 2012; 11(10):848-858.
26. Sharma S, Rao R. Nutritional quality characteristics of pumpkin fruit as revealed by its biochemical analysis. *Int Food Res J*. 2013; 20(5):2309-2316.
27. Pinto DQ, Cordeiro M, De Andrade S, Ferreira F, Filgueiras DC, Alves R, Kinpara D. Fruits for the future 5: Annona species. Southampton, UK. : International Centre for Underutilised Crops. 2005.
28. Belsito M, Hill RA, Klaassen CD, Liebler D, Marks Jr JG, Ronald C. Tentative safety assessment: *Cucumis Sativus* (Cucumber) derived ingredients as used in cosmetics. Washington. 2012.
29. Gopalakrishnan SB, Kalaiarasi T. Comparative phytochemical screening of the fruits of *Cuculis trigonus* Roxb and *Cucumis sativus* Linn. *Int J Pharm Pharm Sci*. 2014; 3:1455-1468.
30. Karanja J, Mugendi J, Fathiya M, Muchugi A. Comparative study on the nutritional value of the pumpkin *Cucubuita maxima* varieties from defferent regions in Kenya. In: *Scientific Conference Proceedings: 2014*. Published.
31. Burkill HM. The useful plants of west tropical Africa, vol. 1. USA: Royal Botanic Gardens, Kew. 1995.

32. Eissa HA, Bareh GF, Ibrahim AA, Moawad RK, Ali HS. The effect of different drying methods on the nutrients and non-nutrients composition of zucchini (green squash) rings. *J Appl Sci Res.* 2013; 9(8):5380-5389.
33. Kmiecik W, Lisiewska Z. The influence of potassium sorbate addition on the quality of pickled zucchini fruit. *Rocz Panstw Zakl Hig.* 1993; 45(4):301-309.
34. Aljane F, Ferchichi A. Postharvest chemical properties and mineral contents of some fig (*Ficus carica* L.) cultivars in Tunisia. *J Food Agric Environ.* 2009; 7(2):209-212.
35. Nakilcioğlu E, Hışıl Y. Research on the phenolic compounds in Sarilop (*Ficus carica* L.) fig variety. *GIDA.* 2013; 38(5):267-274.
36. El-Shobaki F, El-Bahay A, Esmail R, El-Megeid A, Esmail N. Effect of figs fruit (*Ficus carica* L.) and its leaves on hyperglycemia in alloxan diabetic rats. *World J Diary food Sci.* 2010; 5(1):47-57.
37. Ficsor E, Szentmihályi K, Lemberkovics É, Blázovics A, Balázs A. Analyses of *Ficus carica* L. volatil components and mineral content. *Eur Chem Bull.* 2013; 2(3):126-129.
38. Wang F, Chen Y-H, Zhang Y-J, Deng G-F, Zou Z-F, Li A-N, Xu D-P, Li H-B. Chemical components and bioactivities of *Psidium guajava*. *Int J Food Nutr Saf.* 2014; 5(2):98-114.
39. Ruby J, Nathan P, Balasingh J, Kunz T. Chemical composition of fruits and leaves eaten by short-nosed fruit bat, *Cynopterus sphinx*. *J Chem Ecol.* 2000; 26(12):2825-2841.
40. Moreno MA, Zampini IC, Costamagna M, Sayago JE, Ordoñez RM, Isla MI. Phytochemical composition and antioxidant capacity of *Psidium guajava* fresh fruits and flour. *Food Nutr Sci.* 2014; 5(08):725.
41. Gull J, Sultana B, Anwar F, Naseer R, Ashraf M, Ashrafuzzaman M. Variation in antioxidant attributes at three ripening stages of guava (*Psidium guajava* L.) fruit from different geographical regions of Pakistan. *Mol.* 2012; 17(3):3165-3180.
42. Ubwa ST, Ishu MO, Offem JO, Tyohemba RL, Igbum GO. Proximate composition and some physical attributes of three mango (*Mangifera indica* L.) fruit varieties. *Int J Agro Agric Res.* 2014; 4(2):21-29.
43. Othman O, Mbogo G. Physico-chemical characteristics of storage-ripened mango (*Mangifera indica* L.) fruits varieties of eastern Tanzania. *Tanz J Sci.* 2009; 35(1):57-65.
44. Jahan S, Gosh T, Begum M, Saha B. Nutritional profile of some tropical fruits in Bangladesh: Specially anti-oxidant vitamins and minerals. *Bangladesh J Med Sci.* 2011; 10(2):95-103.
45. Gorinstein S, Poovarodom S, Leontowicz H, Leontowicz M, Namiesnik J, Vearasilp S, Haruenkit R, Ruamsuke P, Katrich E, Tashma Z. Antioxidant properties and bioactive constituents of some rare exotic Thai fruits and comparison with conventional fruits: *In vitro* and *in vivo* studies. *Int Food Res J.* 2011; 44(7):2222-2232.
46. Heath RR, Lavalley SG, Schnell E, Midgarden DG, Epsky ND. Laboratory and field cage studies on female-targeted attract-and-kill bait stations for *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Pest Manag Sci.* 2009; 65(6):672-677.



47. Haldhar SM, Bhargava R, Choudhary B, Pal G, Kumar S. Allelochemical resistance traits of muskmelon (*Cucumis melo*) against the fruit fly (*Bactrocera cucurbitae*) in a hot arid region of India. *Phytoparasitica*. 2013; 41(4):473-481.
48. Bello OO, Bello TK, Fashola MO, Oluwadun A. Microbiological quality of some locally produced fruit juices in Ogun state, South Western Nigeria. *J Microbiol Res*. 2014; 2(1):1-8.
49. Nwofia GE, Ojimelukwe P, Eji C. Chemical composition of leaves, fruit pulp and seeds in some *Carica papaya* (L) morphotypes. *Int J Med Arom Plants*. 2012; 2(1):200-206.
50. Aravind G, Debjit B, Duraivel S, Harish G. Traditional and medicinal uses of *Carica papaya*. *J Med Plants Stud*. 2013; 1(1):7-15.
51. Yogiraj V, Goyal PK, Chauhan CS, Goyal A, Vyas B. *Carica papaya* Linn: An overview. *Int J Herb Med*. 2014; 2(5):001-008.
52. Rahman B. Phytochemical investigation of *Citrullus lanatus* (Watermelon) rind. Dhaka, Bangladesh: East West University; 2013.
53. Ashraf C, Iqbal S, Ahmed D. Nutritional and physicochemical studies on fruit pulp, seed and shell of indigenous *Prunus persica*. *J Med Plants Res*. 2011; 5(16):3917-3921.
54. Gil MI, Tomás-Barberán FA, Hess-Pierce B, Kader AA. Antioxidant capacities, phenolic compounds, carotenoids, and vitamin C contents of nectarine, peach, and plum cultivars from California. *J Agric Food Chem*. 2002; 50(17):4976-4982.
55. Manzoor M, Anwar F, Mahmood Z, Rashid U, Ashraf M. Variation in minerals, phenolics and antioxidant activity of peel and pulp of different varieties of peach (*Prunus persica* L.) fruit from Pakistan. *Mol*. 2012; 17(6):6491-6506.
56. López-Hernández J, Oruña-Concha M, Simal-Lozano J, Vázquez-Blanco M, González-Castro M. Chemical composition of padrón peppers (*Capsicum annuum* L.) grown in Galicia (NW Spain). *Food Chem*. 1996; 57(4):557-559.
57. Simonovska J, Rafajlovska V, Kavrakovski Z, Srbinoska M. Nutritive and bioactive compounds in hot fruits of *Capsicum annuum* L. from Macedonia. *Maced J Chem Chem En*. 2014; 33(1):97-104.
58. Nergiz C, Yildiz H. Research on chemical composition of some varieties of European plums (*Prunus domestica*) adapted to the Aegean district of Turkey. *J Agric Food Chem*. 1997; 45(8):2820-2823.
59. Divya P, Pandey V. Natural antioxidants and phyto-chemicals in plant foods. India: Satish serial publishing house 2014.
60. Liu Y, Heying E, Tanumihardjo SA. History, global distribution, and nutritional importance of citrus fruits. *Comp Rev Food Sci Food Safety*. 2012; 11(6):530-545.
61. Boudries H, Madani K, Touati N, Souagui S, Medouni S, Chibane M. Pulp antioxidant activities, mineral contents and juice nutritional properties of Algerian clementine cultivars and mandarin. *Afr J Biotechnol*. 2014; 11(18):4285-4267.
62. Suárez MH, Rodríguez ER, Romero CD. Chemical composition of tomato (*Lycopersicon esculentum*) from Tenerife, the Canary Islands. *Food Chem*. 2008; 106(3):1046-1056.

63. Pinela J, Barros L, Carvalho AM, Ferreira IC. Nutritional composition and antioxidant activity of four tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) farmer' varieties in Northeastern Portugal homegardens. *Food Chem Toxicol.* 2012; 50(3):829-834.
64. Sainju UM, Dris R, Singh B. Mineral nutrition of tomato. *J Food Agric Environ.* 2003; 1(2):176-184.
65. Zoran IS, Nikolaos K, Ljubomir Š. Tomato fruit quality from organic and conventional production:. In: *Organic agriculture towards sustainability*. Edited by Pilipavicius V. Rijeka, Croatia: Tech Europe. 2014; 147-169.
66. Nallakurumban P, Suja N, Vijayakumar A, Geetha PS, Karpagapandi L. Estimation of phytochemicals and antioxidant property of tamarillo (*Solanum betaceum*) and a value added product tamarillo Sauce. *Int J Sci Prog Res.* 2015; 9(2):61665.
67. Acosta Quezada PG, Raigon MD, Riofrio Cuenca T, Garcia Martinez MD, Plazas M, Burneo JI, Figueroa JG, Vilanova S, Prohens J. Diversity for chemical composition in a collection of different varietal types of tree tomato (*Solanum betaceum* Cav.), an Andean exotic fruit. *Food Chem.* 2015; 169:327-335.
68. Torres A. Physical, chemical and bioactive compounds of tree tomato (*Cyphomandra betacea*). *Arch Latinoam Nutr.* 2012; 62(4):381-388.

## Additional file 2

CCA analysis of the relationship between fruit composition and survival of the larvae of seven tephritid species. (a) Position of the fruit species in the factorial space of CCA analyses with contribution of nutrient composition and larval survival on the studied fruits. (b) Contribution of the nutrient composition to the factorial space. (c) Position of larval survival of the seven tephritid species in the factorial space. Host fruits belonging to the Cucurbitaceae and Solanaceae families are in green and red, respectively. Ccat: *C. catirii*, Ccap: *C. capitata*, Cros: *C. rosa*, Bzon: *B. zonata*, Zcuc: *Z. cucurbitae*, Ddem: *D. demmerezi*, Ncya: *N. cyanescens*.

